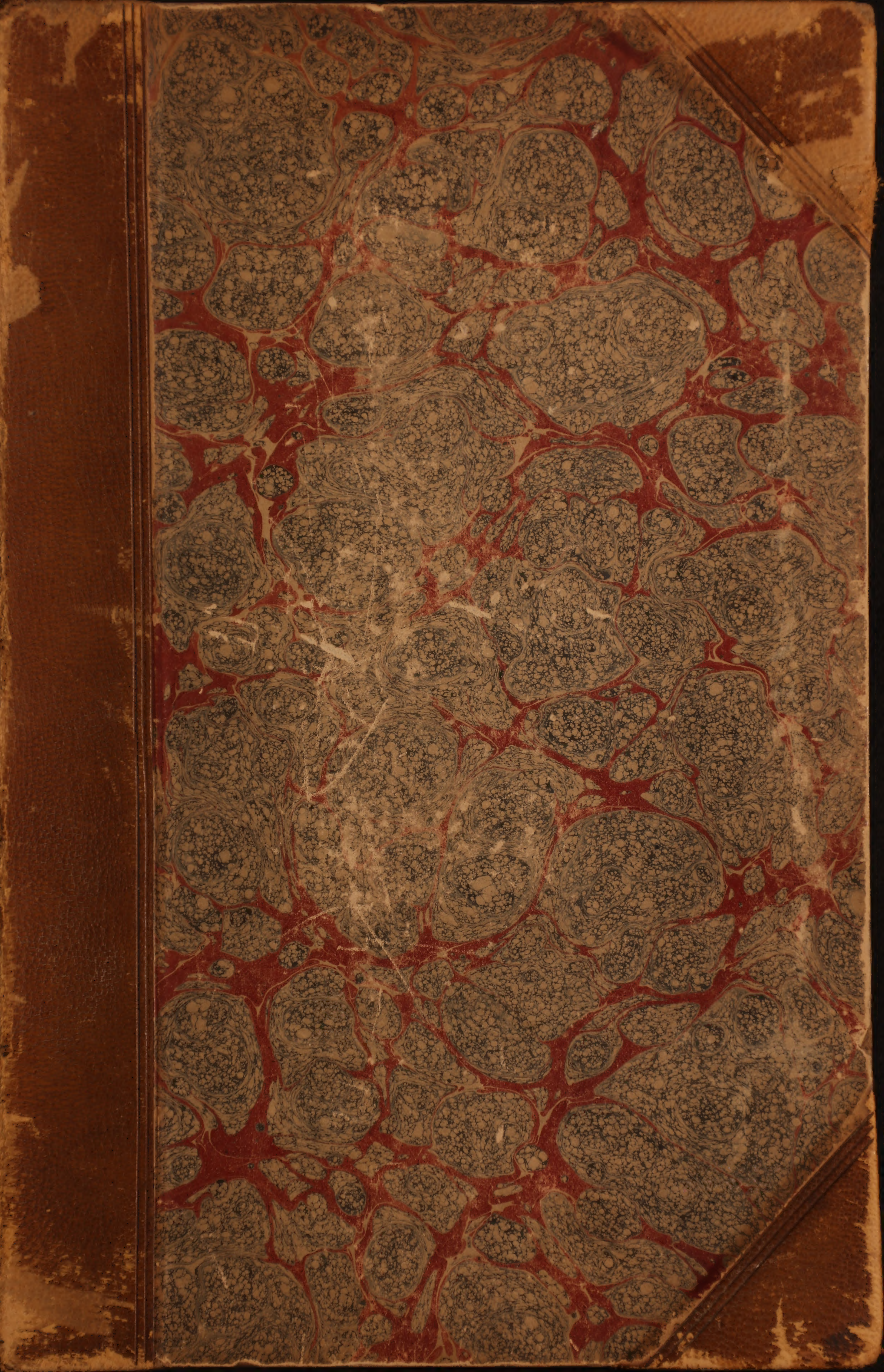
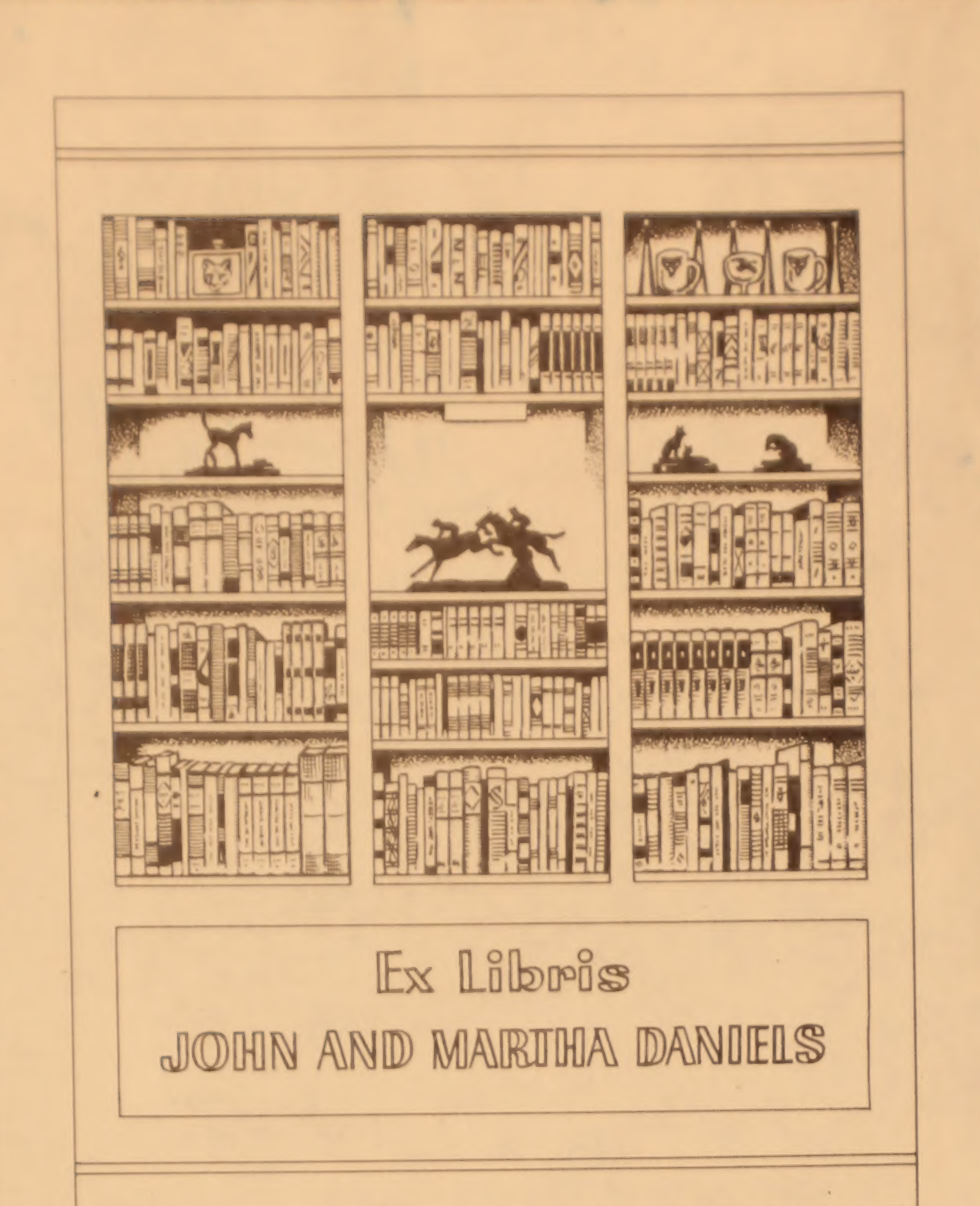



NOS, NOSTRAQUE, DEO.
ARCHIBALD ROGERS.


Ex Libris
JOHN AND MARTHA DANIELS

ds. XV / 1 L/- × 2 Vols { 1 Vol Text
1 .. Plates

HISTOIRE NATURELLE

DES

POISSONS D'EAU DOUCE.

EMBRYOLOGIE.

HISTOIRE NATURELLE

DES

POISSONS D'EAU DOUCE

DE L'EUROPE CENTRALE;

PAR

L. AGASSIZ.

EMBRYOLOGIE DES SALMONES

PAR

C. VOGT.

NEUCHATEL,

AUX FRAIS DE L'AUTEUR.

IMPRIMERIE D'O. PETITPIERRE.

1842.

PRÉFACE.

Le volume que nous publions aujourd'hui est le fruit d'observations faites, pendant deux hivers consécutifs, sur l'embryon de la Palée (*Coregonus Palæa* Cuv.), poisson de la famille des Salmones, habitant le lac de Neuchâtel.

Dans le but de rendre son *Histoire naturelle des poissons d'eau douce de l'Europe centrale* aussi complète que possible, M. Agassiz s'était décidé à y comprendre l'anatomie et l'embryologie. Il voulut bien m'inviter à l'aider dans cette tâche, et nous commençâmes en commun nos observations sur les espèces de la famille des Salmones, vers la fin de l'année 1839. Cependant des travaux plus pressans empêchèrent plus tard M. Agassiz d'y consacrer tous ses soins, et comme ce genre d'étude exigeait

des observations non interrompues et trop fréquentes pour que l'un ou l'autre eût pu se dispenser d'y vouer tout son temps, je fus chargé d'achever seul ce travail. En me confiant une tâche aussi honorable, mon célèbre ami n'est cependant point resté étranger à mes recherches. Nous avons discuté ensemble les faits capitaux, à mesure que l'observation me les révélait; souvent même nous les avons examinés de nouveau en commun, et lorsque j'eus rédigé mon travail, c'est encore lui qui a bien voulu le revoir. Quelque incomplète qu'elle soit, cette monographie contribuera, je l'espère, à éclaircir quelques points encore obscurs du développement de l'embryon des poissons.

Les quatre premières planches ont été dessinées et gravées pendant l'hiver de 1839 à 1840; mais des obstacles imprévus m'empêchèrent de les livrer aussitôt au public; et je m'en félicite aujourd'hui, parce que de cette manière j'ai été à même de donner plus d'extension à mon travail, en commençant une seconde éducation l'hiver suivant. Pendant le premier hiver, j'avais étudié particulièrement les formes diverses de l'embryon et les modifications successives que subit la circulation; le second hiver je m'appliquai plus particulièrement à suivre le développement des tissus, et je cherchai à me rendre compte des premiers états de la vie embryonique. Il en est résulté que les quatre premières et les trois dernières planches représentent tout un cycle de développement; car, n'étaient les circonstances que je viens de mentionner, j'eusse sans doute préféré de placer à la suite les unes des autres toutes les figures qui se rapportent à la même époque.

Dans l'ouvrage même, j'ai préféré décrire successivement le développement des différens systèmes d'organes, que de poursuivre pas à pas l'ensemble des modifications; ce qui aurait eu le désavantage de trop disséminer des faits relatifs à un seul ordre de choses, et aurait de beaucoup augmenté le volume de ce livre, tout en le rendant plus diffus. D'ailleurs la tâche que nous nous étions imposée était moins d'étudier l'ensemble du développement que la manière dont se forment et se développent les différens organes; et des expériences réitérées m'avaient appris que la durée du développement de l'embryon et même celle des différens organes, loin d'être fixe, est au contraire soumise à une foule d'influences qui en retardent ou en activent la marche; et l'histoire de la circulation nous en fournit un exemple frappant; car il est démontré que les globules sanguins sont plus ou moins précoces suivant la quantité de lumière que les embryons reçoivent, sans que pour cela le développement des autres organes en souffre d'une manière sensible. J'ai d'ailleurs suppléé à l'inconvénient de la méthode que j'ai suivie, en ajoutant à la fin du livre un abrégé chronologique de l'histoire du développement.

Je me suis surtout appliqué à décrire l'embryologie du poisson en elle-même, sans m'arrêter beaucoup aux théories existantes. Je n'ai pas cru non plus qu'il fût nécessaire de comparer tous les points du développement de la Palée avec celui des autres classes d'animaux. L'embryologie, envisagée comme science, n'a guère été jusqu'à présent que l'histoire du développement de l'œuf de la poule, et l'on s'est généralement borné à indiquer les différences

qu'on remarquait à l'égard de certains organes dans d'autres animaux, souvent sans avoir fait une étude spéciale de ces dernières; ce qui a donné lieu plus d'une fois à des rapprochemens inexacts. Pour établir l'embryologie sur des bases solides, il n'y a, selon moi, qu'une manière de procéder; c'est de remonter, comme on l'a fait dans l'anatomie comparée, du simple au composé et de ne déduire des règles générales qu'autant que l'on a acquis une connaissance spéciale des différens types.

Cette méthode, inusitée jusqu'à présent dans l'embryologie, est celle que nous avons suivie dans l'étude du développement de la Palée; et comme il entre dans les vues de M. Agassiz de traiter en détail toutes les familles de poissons d'eau douce, de la même manière que nous l'avons fait pour la famille des Salmones, nous espérons que les lacunes de cette première monographie embryologique pourront être peu à peu comblées par l'étude anatomique, zoologique et embryologique des poissons d'eau douce en général.

J'ai été sobre de citations, ne voulant pas fatiguer mes lecteurs par une inutile érudition, comme il n'arrive que trop souvent dans des ouvrages d'ailleurs fort estimables. J'aime à croire que ceux qui ont fait des études embryologiques suivies, n'en reconnaîtront pas moins le soin que j'ai mis à me familiariser, autant qu'il a été en mon pouvoir, avec les matériaux existans, et j'ose espérer qu'aucun de mes prédécesseurs dans la carrière embryologique ne trouvera dans cet ouvrage matière à réclamation; car si, dans la description de la formation des différens organes,

j'ai souvent rapporté des faits connus, sans nommer les auteurs qui ont fait les mêmes observations sur d'autres animaux, ce n'est point dans le but de m'en approprier la découverte, mais uniquement pour ne point entrer dans des détails comparatifs qu'il m'aurait été difficile d'éviter à cause des différences plus ou moins grandes qui existent toujours entre les diverses classes du règne animal. Je n'ajoute d'ailleurs aucune importance aux questions de priorité, qui me paraissent aussi indignes de la véritable science qu'elles sont souvent funestes dans leurs effets.

La description anatomique de l'appareil génital et de la manière dont il contribue à la formation des œufs, trouvera sa place dans l'anatomie des Salmones, qui fera le sujet de l'une des livraisons prochaines. Dans l'ouvrage que nous offrons maintenant au public, je n'ai cru devoir traiter que du développement du germe. Ce sera également dans la partie anatomique de cet ouvrage que nous traiterons des différences qu'on remarque dans les poissons, suivant leur âge, autant qu'elles sont appréciables avec les matériaux que nous possédons maintenant.

J'ai dessiné d'après nature toutes les figures de cette monographie ; et comme elles ont, pour la plupart, été faites à l'aide d'un microscope composé qui, comme on sait, renverse tous les objets, j'ai fait lithographier mes dessins dans la même position, au lieu de les faire reproduire à l'aide d'un miroir ; de sorte que mes planches représentent la véritable position des organes, telle qu'elle existe dans l'embryon et non point comme le microscope la montre. Ceci est surtout important lorsqu'il s'agit de déterminer

la position de différens organes, du cœur, par exemple, relativement à la ligne médiane.

Quant à l'exécution lithographique, je me flatte qu'elle pourra rivaliser avec celle de bien des planches en cuivre : aussi me fais-je un devoir d'en témoigner toute ma reconnaissance à l'artiste habile au burin duquel elles sont dues. M. Sonrel, de la lithographie de M. Nicolet, à Neuchâtel, a su reproduire avec un rare bonheur les détails les plus minutieux de mes dessins, sans nuire à l'effet de l'ensemble.

Les numéros des figures continuent d'une planche à l'autre, et les mêmes signes sont partout employés dans le même sens, pour indiquer les différentes parties du corps. Il en est résulté un grand nombre de lettres et de chiffres qui sont indiqués sur la planche explicative qui accompagne l'atlas; mais cet inconvénient est compensé par un avantage réel, c'est que l'on ne sera pas obligé d'avoir recours à l'explication des planches pour comprendre chaque figure prise isolément.

Neuchâtel, (juillet 1842)

L'Auteur.

CHAPITRE I.

L'ŒUF AVANT LA FÉCONDATION.

Lorsqu'on examine l'ovaire des Palées à l'époque du frai, ou quelque temps auparavant, on trouve les œufs les plus petits et les plus jeunes enfermés dans le parenchyme des feuillets de l'ovaire. Les plus petits sont imperceptibles à l'œil nu et même à la loupe ; ce n'est qu'à l'aide d'un grossissement considérable qu'on parvient à les découvrir dans le tissu de l'ovaire, au milieu des œufs plus développés. Privé de micromètre, lorsque j'ai fait ces premières observations, je n'ai pas pu mesurer la grandeur de tous ces œufs ; mais il est certain qu'elle varie beaucoup, comme on peut le voir par les six premières figures de Pl. I, qui représentent six œufs, dont le développement n'est pas achevé. Tous ces œufs sont dessinés sous le même grossissement, ensorte qu'ils donnent une idée juste des rapports de leur accroissement.

La membrane vitellaire (*g*) et le vitellus (*b*) avec ses granules (*d*) forment la masse principale de l'œuf.

La *membrane vitellaire* (*g*) est tendue, élastique et capable de subir une assez forte pression. Quant aux parties constitutives de son tissu, il m'a été impossible de les reconnaître même

sous le plus fort grossissement ; je l'ai constamment trouvée claire et transparente, sans aucune trace de fibres ni de cellules ; ses bords déchirés ne montraient aucune trace de dentelures ni de fibres. C'est, du reste, le caractère de toutes les membranes cellulaires, et l'on pourrait déjà en conclure de prime abord la nature de la membrane vitellaire.

Le *vitellus* (*b*) est clair et transparent comme la membrane vitellaire elle-même, sans aucune trace de coloration. Il se fige dans l'eau et dans l'esprit de vin, et forme une masse grenue d'apparence laiteuse, absolument comme le jaune des œufs développés. J'aurai soin d'indiquer par la suite l'effet que produit sur le vitellus des œufs mûrs le contact des différens corps et surtout des liquides. Habituellement on observe des accumulations irrégulières de petits corps opaques et foncés (*d*) flottant dans l'intérieur du vitellus. Leur nombre est variable suivant les œufs ; cependant il m'a paru s'augmenter à mesure que l'œuf approchait de la maturité. Lorsque l'œuf a atteint un certain volume, ces petits corps remplissent le vitellus à tel point que toutes les autres parties de l'œuf en paraissent recouvertes. Je les ai souvent vus groupés en très-grand nombre autour de la vésicule germinative, tandis qu'il n'y en avait que peu dans les autres parties du vitellus (fig. 3 et 4). L'extrême petitesse de ces granules ne m'a pas permis d'en bien examiner la nature ; cependant j'ai remarqué, à l'aide de très-forts grossissemens, que les plus grands n'étaient point solides, mais qu'ils paraissaient entourés d'un anneau très-foncé, tandis que le milieu était clair (fig. 6). (On sait que les petits globules adipeux et les gouttelettes d'huile les plus petites se présentent sous cette forme au foyer du microscope). Or, comme l'œuf mûr renferme, ainsi que nous le verrons plus tard, une quantité de gouttelettes d'huile, il ne me paraît pas douteux que ces granules ne soient ces mêmes gouttelettes dans leurs premiers ru-

dimens, de manière que nous aurions ici, dès l'origine de l'œuf, le même phénomène qui, plus tard, excite à un si haut degré l'attention du physiologiste dans le cours du développement de l'embryon ; je veux parler de la confluence de ces gouttelettes d'huile en quelques grandes gouttes, qui, par la suite, servent à l'alimentation de l'embryon. Et, en effet, on ne comprendrait pas, sans cela, l'apparition soudaine de gouttelettes d'huile dans l'œuf mûr, puisque, à part ces granules foncés, le vitellus n'est nullement adipeux, mais se rapproche au contraire davantage, par sa manière d'être, des liquides albumineux.

Outre le vitellus, le petit œuf renferme encore deux autres élémens qui, dans ces derniers temps, ont attiré d'une manière particulière l'attention des naturalistes, la *vésicule germinative* (vesicula Purkinjei) fig. 1–5 (*c*) avec la *tache germinative* ou plutôt les taches germinatives, attendu que, dans l'œuf de la Palée, comme dans celui de tous les poissons osseux, ces taches sont multiples. La vésicule germinative s'est toujours présentée à moi sous la forme d'une vésicule circulaire, limpide et très-délicate, se déchirant généralement avant la membrane vitellaire, lorsque je soumettais l'œuf à une certaine pression ; et sa pellicule est tellement fine, qu'une fois crevée, il m'était impossible de la reconnaître. Cette vésicule est rarement placée au milieu de l'œuf ; je l'ai trouvée habituellement située sur l'un ou sur l'autre de ses côtés et ordinairement très-rapprochée de la face supérieure de la membrane vitellaire ; cependant je ne l'ai jamais vue réellement accolée à cette membrane. Je ne la crois donc pas adhérente à cette dernière ; j'attribue bien plutôt sa position supérieure à son poids spécifique, qui, étant plus léger que celui du vitellus, fait qu'elle doit flotter entre ce dernier et la membrane vitellaire, et gagner le point le plus élevé, dans quelque position que

l'œuf se trouve placé. Or comme, pour bien voir, il est nécessaire de serrer un peu l'œuf sous le compresseur, l'on comprend que cette vésicule soit généralement excentrique. Les taches germinatives que contient la vésicule germinative, au nombre de six à douze, sont entourées d'un liquide très-limpide : ce sont en général de petites vésicules transparentes comme la vésicule germinative elle-même, mais de forme moins circulaire. Je les ai souvent vues comme attachées à la membrane de cette dernière ; d'autres fois, j'ai cru les apercevoir flottant librement.

Il est intéressant d'observer l'accroissement du petit œuf. Le vitellus et la membrane vitellaire sont évidemment les parties qui croissent le plus rapidement, mais la vésicule germinative et les taches germinatives augmentent aussi, quoique dans des proportions moins considérables. On a nié cette croissance de la vésicule germinative ; mais elle est si évidente dans l'œuf de la Palée qu'elle ne saurait échapper à l'observateur le plus superficiel. Je regrette de n'avoir pu, faute de micromètre, indiquer les rapports de grandeur entre l'œuf, la vésicule germinative et les taches germinatives dans les différentes phases du développement de l'œuf. Mais, comme les figures de 1–5 sont dessinées sous un même grossissement, et que d'ailleurs j'ai eu plusieurs fois l'occasion de placer plusieurs petits œufs, l'un à côté de l'autre, sous le foyer, il m'a été facile de comparer la grandeur relative des vésicules germinatives et du vitellus ; ensorte que, s'il s'est glissé quelques erreurs dans l'appréciation de leur grandeur relative, elles ne sauraient du moins être que très-insignifiantes. J'ai vu des œufs, dont la vésicule germinative était aussi grande qu'un autre œuf placé à côté (comparez les fig. 3, 4 et 5 avec la fig. 1) ; d'où je conclus qu'elle grandit le plus dans les premières périodes de l'œuf, mais que cet accroissement se ralentit

à mesure qu'elle atteint une certaine dimension. Le vitellus et les gouttelettes d'huile augmentent au contraire continuellement de volume. Les taches germinatives croissent tout aussi bien que les vésicules germinatives ; mais il est plus difficile de s'en assurer, à cause de leur grande diversité ; car l'on rencontre dans des vésicules de même dimension des taches de grandeur très-inégale. Ce qui me fait cependant croire à un accroissement de ces taches, c'est que, dans les plus petits œufs que j'ai examinés (fig. 1), elles ne me sont apparues que comme de très-petits points, visibles seulement sous le plus fort grossissement, tandis que dans la plupart des œufs plus grands, elles étaient d'un diamètre beaucoup plus considérable. D'ailleurs on comprendrait difficilement comment de nombreuses taches de la grandeur de celles de fig. 4 et 5 pourraient avoir place dans une vésicule comme celle de fig. 1.

Le mode d'accroissement de l'œuf primitif dans l'ovaire, tel que venons de l'exposer, me paraît propre à jeter quelque jour sur la manière dont on doit envisager l'œuf en lui-même. M. Schwann dans son ouvrage sur la conformité de structure et de croissance des animaux et des plantes (*), s'est demandé si la vésicule germinative de l'œuf était une jeune cellule se développant librement dans une cellule-mère (l'œuf) et dont la tache germinative serait le noyau ou cytoblaste, ou bien si l'œuf n'était pas plutôt une cellule normale dont le noyau serait formé par la vésicule germinative, qui renfermerait la tache germinative à l'état de nucléolule. Ces deux manières de voir rencontrent de graves difficultés, et Schwann lui-même n'a pas osé décider la question. On a cru voir une confirmation

(*) Microscopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Structur und der Wachsthum der Thiere und Pflanzen, 8°. Berlin, 1839. — Les Annales des sciences naturelles, janvier 1842, ont reproduit l'extrait que M. J. Muller a donné de cet ouvrage dans son *Archiv fur Anatomie*, etc.

de la premiere de ces opinions dans les observations plus récentes de M. Barry sur le développement de l'œuf du lapin (*), ce naturaliste ayant démontré que, au lieu de crever ou d'être résorbée apres la fécondation, la vésicule germinative se remplit de cellules qui deviennent la base de l'embryon futur ; mais il est a remarquer qu'a cette époque, on n'avait encore signalé aucun exemple de cellules se développant dans le noyau. Ce n'est en effet que dans les cellules-meres que peuvent se former de jeunes cellules ; car d'apres l'opinion généralement reçue, le cytoblaste est envisagé comme un tout complet dont le developpement est achevé, et qui, par conséquent, ne peut être assujetti qu'à une résorption, mais qui ne saurait donner lieu a de nouveaux corps dans son intérieur. Je reviendrai plus tard sur la formation et le développement de la cellule animale en général, et je montrerai que l'opinion d'apres laquelle les cytoblastes seraient toujours les précurseurs des cellules, n'est nullement fondée dans la nature, mais qu'au contraire le noyau est dans beaucoup de cas une jeune cellule se développant dans la cellule-mère et que le nucléolule lui-même n'est autre chose qu'une cellule de seconde génération formée dans le noyau.

En partant de ce point de vue, toutes les difficultés disparaissent dans l'étude du développement de l'œuf. Voici comment je conçois sa formation : il se forme dans une cavité de l'ovaire une cellule, la vésicule germinative, et des qu'elle a acquis une certaine taille, on voit se former autour d'elle une seconde cellule, la membrane vitellaire, qui renferme la premiere ; il se forme en même temps dans l'intérieur de la cellule germinative un nombre considérable de jeunes cellules, les taches germinatives, qui tantôt restent tellement petites et

(*) Researches in Embryology. Philosophical Transactions. 1840. Tome II, page 529 et suiv.

groupées ensemble, qu'elles ne forment qu'une seule tache d'apparence grenue, comme c'est le cas chez les animaux vertébrés supérieurs, mais tantôt aussi sont isolées les unes des autres, formant alors ces taches germinatives multiples que l'on observe chez la plupart des animaux sans vertebres, et dans les vertébrés chez les poissons osseux et les batraciens. Il paraît en effet que M. Rodolphe Wagner (*) a observé ce mode de formation de l'œuf primitif chez un *Agrion*, où il a trouvé, dans les extrémités effilées de l'ovaire, des vésicules limpides contenant un corpuscule simple, d'apparence solide, et il en a conclu que la vésicule germinative, ainsi que la tache germinative, étaient de formation primitive, et que ce n'était que plus tard que la membrane vitellaire se formait alentour. Cette derniere cellule (la membrane vitellaire), qui renferme la vésicule germinative de formation plus ancienne, se développe avec une rapidité excessive, tandis que la cellule primitive, dans l'attente de la fécondation, ne s'accroît que lentement et paraît de plus en plus petite, relativement à la membrane vitellaire. Ceci nous explique suffisamment la grandeur proportionnellement très-considérable de la vésicule germinative dans les jeunes œufs et son accroissement lent pendant la maturation de l'œuf avant la fécondation. On s'explique également de cette manière l'accroissement des taches germinatives qui n'est en aucune façon approprié au rôle que veut lui faire jouer M. Schwann, soit qu'on les envisage comme des noyaux ou comme des nucléolules de cellules.

Il m'est impossible de dire ce que deviennent par la suite la vésicule et les taches germinatives; car dès que les œufs sont assez grands pour pouvoir être aperçus à la loupe entre les feuilles de l'ovaire, sous la forme de petits points, les granules

(*) Prodromus historiæ generationis. Fol. Lipsiæ. 1836. Page 9, Fig. 18.

huileux du vitellus occupent tout l'espace de l'œuf, qui perd à peu près sa transparence sous le microscope (fig. 6), et il est impossible de distinguer plus longtemps ces deux organes. En crevant l'œuf, la vésicule germinative se déchire ordinairement et les parties albumineuses du vitellus se figent en une masse opaque et grenue qui rend également toute observation impossible.

Quand l'œuf a atteint un diamètre d'environ [illegible] de ligne, il s'échappe des parois de l'ovaire, en les déchirant, et tombe dans la cavité abdominale. Nous reviendrons sur cette sécrétion dans la description anatomique de l'ovaire ; il nous suffit pour le moment de savoir que les œufs, gisant dans la cavité abdominale de la Palée, sont mûrs et susceptibles d'être fécondés.

L'intérieur des *œufs mûrs* est de nouveau parfaitement diaphane et laisse apercevoir, à l'œil nu, un liquide transparent, dans lequel se voient de petites gouttelettes jaunes qui donnent aux œufs, lorsqu'ils sont réunis en masse, une teinte jaunâtre. La surface des œufs est lisse, mais sans aucune trace de cet enduit visqueux qui permet à beaucoup d'autres œufs de poissons de s'attacher aux plantes et aux pierres. L'œuf de la Palée, comme celui de tous les Salmonides, est livré entièrement au gré des vagues.

Le microscope ne montre, dans l'œuf, d'autres parties que celles qui sont visibles à l'œil nu ; on n'aperçoit qu'une seule membrane entourant l'œuf (fig. 7 et 8 *a*) ; le vitellus est parfaitement limpide (*b*) et les gouttelettes d'huile nagent à la surface de ce dernier (*e*).

La *membrane extérieure* (*a*) de l'œuf, qui correspond évidemment à la *membrane coquillière* de l'œuf des oiseaux, est assez épaisse et élastique, de manière qu'il faut une certaine pression pour faire crever un œuf mûr. Si l'on examine cette

membrane sous un fort grossissement, l'œuf étant intact, on trouve qu'elle présente un aspect granuleux très élégant, qui résulte d'une quantité de petites figures annulaires, réunies comme les mailles d'un filet (fig. 7 et 8). Cette réticulation est extrêmement délicate et visible seulement sous un jour favorable; elle s'étend sur l'œuf entier et même sur les gouttelettes d'huile, de manière qu'elle paraît faire partie intégrante de la membrane externe.

Il est très-difficile, lorsqu'on examine la membrane coquillière isolée, de reconnaître cette réticulation; on n'en aperçoit que çà et là quelques traces. Mais un phénomène plus remarquable frappe l'observateur, lorsqu'il considère cette membrane sous un fort grossissement: elle a alors l'apparence du chagrin, et cet aspect particulier paraît résulter d'une quantité de petits points opaques, qui sont répartis d'une manière régulière à sa surface. Traités a l'acide muriatique, ces points deviennent plus transparens et ressemblent alors à de petites verrues. M. Valentin m'a fait remarquer combien cette formation ressemblait à celle de la carapace des écrevisses d'eau douce, qu'il a également trouvée composée de membranes, présentant, sous un fort grossissement, des points tout-à-fait semblables (*). Il s'est convaincu, en outre, que, dans l'écrevisse, ces points sont de petits tubes placés verticalement et remplis de calcaire, et que la membrane traversée par ces tubes est composée de cellules régulièrement polyédriques. Dans l'œuf de la Palée, la membrane coquillière est trop mince pour qu'il soit possible d'arriver à des résultats précis sur la nature de ces points et de leur contenu calcaire, avec les moyens de grossissement que nous possédons maintenant. Toutefois, leur position, leur manière d'être et leur apparence réticulée doi-

(*) Repertorium für Anatomie und Physiologie. Tom. I, pag. 122.

vent naturellement faire supposer une structure analogue à celle des tubes de la carapace des écrevisses. Il paraîtrait ainsi que la membrane coquillière est une membrane celluleuse composée, formée de la réunion de cellules aplaties, qui ne se déposent autour de l'œuf primitif que vers l'époque de sa maturité ; la présence de ces petits tubes, qui traversent la membrane, expliquerait suffisamment l'absorption de l'eau dans l'intérieur de la membrane coquillière.

Au premier abord, il semble que la membrane extérieure ou coquillière (*a*) entoure immédiatement le vitellus (*b*); cependant, il résulte des modifications que l'œuf subit dans l'eau, que la membrane vitellaire existe aussi ; mais elle est tellement adhérente à la face interne de la membrane coquillière, qu'il est impossible de l'en distinguer si l'œuf n'a pas séjourné un certain temps dans l'eau. Il résulte de cette adhérence que l'œuf de la Palée ne contient aucune trace d'albumen aussi longtemps qu'il est encore enfermé dans le ventre de la mère, car, dans ce cas, il devrait se trouver entre la membrane vitellaire et la membrane extérieure.

La *membrane vitellaire* (*g*) elle-même est une membrane très-mince et transparente, sans texture apparente : au moins je n'y ai pas remarqué la moindre trace de cellules ; elle est imperméable pour l'eau, ce que n'est point la membrane coquillière ; mais elle ne résiste pas aux acides, puisque le vitellus se coagule instantanément lorsqu'on met l'œuf en contact avec un acide. Elle est de plus l'enveloppe primitive de l'œuf, et ce n'est que plus tard que la membrane coquillière s'étend autour d'elle ; aussi avons-nous indiqué dans nos dessins ces deux membranes par des lettres différentes. Je n'ai pas pu observer le moment de la formation de la membrane coquillière dans le *Coregonus palœa*, mais bien dans un autre poisson de la même famille, le *Salmo Umbla*. Là, j'ai ren-

contré, à côté d'œufs non mûrs, composés uniquement de la membrane vitellaire, de la vésicule germinative et des taches germinatives, d'autres œufs un peu plus grands, montrant une double membrane, en même temps que les taches et la vésicule germinatives étaient encore visibles. La membrane extérieure, très-peu distante de l'intérieure, était évidemment la membrane coquillière en voie de formation. Les œufs étaient trop petits pour que j'aie pu distinguer si les cellules primitives, dont se forme cette membrane, étaient plus distinctes qu'elles ne le sont par la suite.

Le *vitellus* proprement dit (*b*) ressemble, par ses propriétés extérieures, moins au jaune qu'à l'albumen des œufs d'oiseaux. C'est un liquide parfaitement limpide, homogène, visqueux, sans aucune trace de cellules ou d'autres corpuscules, comme il s'en trouve dans le vitellus d'autres animaux. J'insiste d'une manière toute spéciale sur ce point, parce qu'il est d'une importance capitale pour la théorie de la formation de l'embryon, et nous verrons plus tard qu'en aucun cas il ne s'y forme des cellules. Son pouvoir de réfraction est plus fort que celui de l'eau; sa pesanteur spécifique est aussi beaucoup plus considérable, puisque l'œuf, malgré ses parties huileuses, tombe aussitôt au fond du vase. Lorsqu'on crève un œuf dans l'eau, on voit à l'instant même la masse entière du vitellus se transformer en une matière blanchâtre, lactée, opaque et filamenteuse, qui n'a plus aucune ressemblance avec la substance vitellaire de l'œuf intact. Voulant m'assurer si c'était réellement l'effet de l'eau, j'ouvris un œuf au foyer du microscope, et j'y mêlai une goutte d'eau, pendant que j'observais le vitellus: partout où les deux liquides entrèrent en contact, il en résulta à l'instant même une quantité de petits granules opaques, qui furent affectés pendant longtemps d'un mouvement moléculaire très-prononcé. Ces granules étaient si petits

que, sous mon plus fort grossissement, ils ne m'apparurent que comme de petits points foncés et leur nombre considérable me prouva suffisamment que ce n'étaient pas des nucléolules devenus libres par l'effet de l'eau qui aurait fait crever les parois des cellules; car, en se représentant chacun de ces petits corps enveloppés d'une cellule, il en serait résulté que l'œuf entier aurait eu un volume au moins dix fois aussi grand que le volume réel du vitellus. Cette manière d'être du vitellus vis-à-vis de l'eau est tres-importante a connaître, parce qu'elle est la cause principale des modifications que l'œuf subit lorsqu'il se corrompt.

Une autre partie essentielle du vitellus consiste dans les *gouttelettes d'huile* qui nagent à sa surface (*c*). L'huile qu'elles contiennent est d'un beau jaune de paille, très-claire, transparente et tachant distinctement le papier: vues au microscope, ces gouttelettes se distinguent de la masse vitellaire proprement dite par leurs bords foncés, tandis que le centre est plus clair, ce qui est une conséquence de leur plus grande réfraction. Cependant, ces bords noirs ne sont pas aussi tranchés dans l'œuf même, que lorsque les gouttelettes nagent librement dans l'eau; car, à raison de leur pesanteur spécifique moins considérable, elles se trouvent refoulées par le vitellus et aplaties par la pression contre la face interne de la membrane vitellaire. Cette pesanteur spécifique moins considérable des gouttelettes est aussi la cause qui fait qu'elles s'accumulent toutes sur un seul point de l'œuf, où elles forment une espèce de disque qui est toujours tourné en haut, aussi longtemps que l'œuf reste dans l'eau, d'où il résulte un inconvénient assez grave pour l'observateur, surtout lorsque plus tard le jaune devient mobile: alors le disque huileux se porte continuellement en haut de quelque manière que l'on tourne l'œuf.

Telles sont les parties de l'œuf que l'on observe avant la

fécondation. Une fois arrivé à sa maturité, je n'ai plus trouvé en lui aucune trace de la vésicule germinative, quoique l'on ne puisse douter de son existence jusqu'à la fécondation. Il semble en effet résulter des recherches qui ont été faites sur d'autres animaux vertébrés, que la vésicule germinative se maintient au milieu du disque huileux et que les nombreuses taches germinatives qu'elle contient continuent à se développer après la fécondation et représentent ainsi la base cellulaire de l'embryon. J'essaierai de démontrer plus tard, par l'examen des cellules primitives de l'embryon, que ce sont réellement les taches germinatives qui forment la première base de l'être qui se développe dans l'intérieur de l'œuf.

En résumant sous un point de vue général tout ce qui vient d'être dit sur la nature de l'œuf du poisson et les modifications qu'il subit, il en résulte : que l'œuf primitif doit être envisagé comme une cellule, dont l'enveloppe est la membrane vitellaire ; celle-ci renferme un contenu liquide, le vitellus, dans lequel sont réparties, comme un dépôt alimentaire, les gouttelettes d'huile. Au milieu du vitellus flotte une autre cellule, la vésicule germinative, et dans celle-ci, une seconde génération de cellules, les taches germinatives. Plus tard, d'autres cellules se développent autour de l'enveloppe vitellaire de l'œuf et forment une membrane continue, d'une structure particulière, la membrane coquillière, qui par conséquent n'est pas primitive, mais ne peut être envisagée que comme un accessoire de l'enveloppe ou cellule primitive. Des observations ultérieures devront nous apprendre laquelle de ces cellules qui se trouvent ainsi renfermées l'une dans l'autre, est la cellule primitive. D'après les observations de M. R. Wagner, que nous avons citées, ce serait la vésicule germinative, autour de laquelle se forme la cellule vitellaire.

CHAPITRE II.

FÉCONDATION ; CONDITIONS DU DÉVELOPPEMENT ; MALADIES DE L'ŒUF ; MÉTHODE D'OBSERVATION.

Dans son ouvrage sur le développement des poissons, M. Baer se plaint généralement de la difficulté de se procurer du frai propre à servir à l'observation du développement embryologique. Il ne songea pas à opérer la fécondation artificiellement. C'est Rusconi qui, le premier, eut recours à ce procédé, en l'appliquant à l'œuf de la Tanche, dont il a décrit le développement (*). Quoique l'opération de la fécondation artificielle soit très-facile, et, malgré la précision avec laquelle elle permet de déterminer la durée du développement de l'embryon dans l'œuf, le procédé de Rusconi était resté à peu près inconnu à la plupart des naturalistes. Nous-mêmes, en commençant nos essais, nous n'avions aucune connaissance du travail du savant italien, et ce n'est que longtemps après, lorsque le développement de nos œufs fut achevé, qu'ayant lu ses observations dans les Archives de Müller, nous pûmes comparer sa

(*) Archiv für Anatomie, etc. von Müller, 1836, page 278 et suiv.

méthode avec la nôtre. L'industrie avait cependant déjà tiré parti de ce procédé ; car en Allemagne, on a commencé à multiplier de cette manière, avec un plein succès, dès la fin du siècle passé, les saumons, les truites et les carpes, et maintenant la même chose se pratique en Angleterre, pour les saumons. On ne saurait donc trop recommander ce procédé aux embryologistes, d'autant plus qu'il s'applique surtout aux poissons, dont l'étude rencontre en général les plus grandes difficultés.

La famille des Salmonides est peut-être de toutes les familles de poissons celle qui est la plus appropriée à l'étude du développement embryogénique par voie de fécondation artificielle. La plupart des espèces ne se pêchent guère qu'à l'époque du frai ; mais alors on trouve ordinairement le mâle et la femelle ensemble, et l'on peut toujours facilement savoir si les œufs sont parvenus à l'état de maturité ; car, dans ce cas, ils ont quitté l'ovaire et se trouvent dans la cavité abdominale. Il suffit alors de serrer un peu les parois du ventre pour voir s'échapper de l'ouverture sexuelle un jet d'œuf très-abondant, tandis que lorsque les œufs sont encore renfermés dans l'ovaire, on ne parvient nullement à les exprimer. De plus, l'œuf des Salmonides, étant ordinairement pondu à l'approche de l'hiver, par une température très-basse, ne se développe que très-lentement, et l'observateur a tout le temps de suivre à son aise toutes les phases de son développement. Il peut comparer et dessiner toutes les circonstances remarquables que présentent ses diverses métamorphoses, tandis que dans les autres familles de poissons, les Cyprins par exemple, le développement s'opère avec une telle rapidité que le dessinateur le plus habile a à peine le temps d'en représenter quelques phases.

La méthode que nous avons suivie est très-simple. On sait que les Palées fraient toujours par paires et qu'elles annoncent leur

présence aux pêcheurs en sautant l'une contre l'autre, au-dessus de la surface de l'eau. C'est dans ce moment que s'effectue la fécondation, par l'éjaculation simultanée des œufs et du sperme. Aussitôt qu'une paire de ces poissons se prenait dans le filet, on la retirait pour nous l'apporter dans un vase contenant quelques pouces d'eau. Imitant ce qui se passe naturellement chez ces poissons, nous commencions par exprimer les œufs de la femelle; puis, par une pression semblable, nous faisions jaillir la liqueur spermatique du mâle, qui donnait a l'eau une teinte blanchâtre, et nous remuions le tout jusqu'a ce que nous pussions présumer que le mélange était parfait. Nous introduisions ensuite les œufs dans un sac de mousseline accessible de tous côtés a l'eau. Ce sac était jeté au lac, et, pour qu'il ne devînt pas le jouet des vagues, nous avions soin de l'attacher à un pieu ou bien d'y suspendre une grosse pierre qui le maintenait en place. Plus tard, nous trouvâmes toutes ces précautions inutiles; car les œufs se développaient tout aussi bien dans des vases que nous tenions dans nos appartemens, pourvu que la température ne fût pas trop élevée et que l'on eût soin de renouveler l'eau plusieurs fois tous les jours.

La qualité de l'eau que l'on emploie exerce une influence très-sensible sur le développement des œufs; et je crois qu'il est nécessaire, pour les amener à terme, de les maintenir dans la même eau dans laquelle le poisson a l'habitude de frayer. J'ai fait l'expérience que les œufs de la Truite saumonée, qui fraie dans les rivières, se gâtent dans l'eau du lac et que ceux de la Palée, qui fraie dans le lac même, ne prosperent pas dans l'eau des rivières; de même, je n'ai pu réussir à amener à terme, dans l'eau du lac, les œufs du Brochet de marais qui, dans nos contrées, fraie plus tôt que le brochet du lac, quoique ces deux poissons ne diffèrent pas spécifiquement.

Une autre condition nécessaire au développement des œufs,

c'est de les remuer souvent. Un repos absolu les tuerait nécessairement. J'ai perdu des milliers d'œufs pour avoir mis trop de soin à les préserver contre le choc des vagues, tandis que ce furent précisément ceux que j'y avais laissés exposés qui prospérèrent le mieux. J'ai de même remarqué que ceux qui restaient tranquillement au fond d'une cuvette, se développaient plus lentement que ceux qui servaient journellement à des observations microscopiques, et de tous mes embryons, celui qui, pendant un mois, passa tous les jours plusieurs heures sous le microscope exposé à la lumière concentrée d'un miroir concave sortit le second de son enveloppe.

Comme les œufs des Salmonides sont dépourvus d'une enveloppe visqueuse, ils roulent facilement au fond de l'eau, et il importe à leur développement qu'ils soient isolés. Le mieux est de les conserver dans des cuvettes à fond plat, de manière qu'ils ne se touchent pas. Il est en outre nécessaire de les remuer plusieurs fois par jour et de les nettoyer avec un pinceau très-fin, afin de les préserver d'une maladie contagieuse qui m'en a enlevé plusieurs centaines, et qui consiste dans le développement d'une végétation particulière à leur surface, dont il sera question plus tard.

Il faut avoir soin d'éviter les variations subites de température; des variations graduelles ne sont pas préjudiciables, à moins que la température n'arrive à un degré trop élevé. Le frai qui servait à nos observations était dans des cuvettes, exposé à l'air et à toutes les variations de température de l'hiver. J'ai même trouvé plusieurs fois, le matin, l'eau des cuvettes gelée et les œufs pris dans la glace, ce qui ne les empêcha pas d'arriver à terme. Je crus cependant remarquer que ce froid les avait un peu retardés, car, pendant deux jours, je ne constatai aucun progrès dans leur développement. Je pense par conséquent que la température qui convient le mieux

au développement de la Palée, c'est une chaleur de + 4 à + 8° R.

Lorsqu'un œuf se gâte, le premier signe de décomposition se manifeste par une apparence grenue toute particulière du germe, telle que je l'ai représentée fig. 13. Le germe devient semi-transparent et prend une apparence laiteuse à l'œil nu. Sous un fort grossissement, les cellules du germe paraissent alors opaques, irrégulières et coagulées, absolument comme lorsqu'on les met en contact avec de l'acide. Le germe est ordinairement seul affecté par la décomposition, tandis que le vitellus et le disque adipeux demeurent complètement intacts. Dans l'origine, je fus tenté d'envisager cette modification comme un progrès du développement embryogénique; mais je m'aperçus bientôt que je m'étais trompé et qu'il ne s'agissait que du premier état de la décomposition. Souvent aussi l'on remarque d'autres formes, telles que fig. 15 et 16 : une masse grenue, semi-transparente, d'apparence laiteuse, recouvre un disque adipeux, dont l'on reconnaît cependant encore les gouttelettes. Il peut alors arriver que, trompé par les indications de Baumgartner, qui prétend que, dans la Truite, l'embryon se forme de la substance des gouttelettes d'huile, l'on croie apercevoir la membrane du germe, et l'on poursuit d'un œil impatient toutes les modifications de ce corps particulier. Cependant, l'on finit par s'apercevoir de l'erreur, et l'on acquiert enfin la certitude que tout œuf qui présente une tache blanchâtre opaque quelconque, est gâté et qu'il n'y a que les œufs parfaitement transparens qui soient susceptibles d'un développement embryonique. C'est du moins ce que m'ont appris mes observations sur plusieurs milliers d'œufs, dont la plupart se sont corrompus.

Mais la cause principale de toute décomposition résulte évidemment de l'eau qui s'introduit dans l'intérieur de la mem-

brane vitellaire. J'ai cité plus haut quelques circonstances qui parlent, il est vrai, en faveur de l'imperméabilité de la membrane vitellaire; mais il paraît que l'irritation de la fécondation est nécessaire pour maintenir cette propriété. Si la fécondation n'a pas lieu ou que des influences délétères, de mauvaise eau ou des variations de température en empêchent les effets en tuant l'œuf, la membrane vitellaire cède enfin à l'action de l'eau, celle-ci s'introduit çà et là dans l'œuf par les endroits les plus accessibles et modifie d'abord les cellules embryonaires; la substance vitellaire se coagule, et il en résulte ces taches et ces formes si variées qui caractérisent l'œuf en décomposition. Ce qui me fait croire que c'est bien l'eau introduite de cette manière dans l'œuf qui est la principale cause de ces taches, c'est leur identité complète avec le vitellus coagulé dans l'eau, et cette autre circonstance, que les taches qui sont en voie de se former, se fixent par une base large sur un point quelconque de la membrane vitellaire, tandis que leur sommet est tourné vers l'intérieur, de manière à affecter une forme conique et indistinctement limitée, comme si l'on avait fait un trou dans la membrane pour y laisser pénétrer une goutte d'eau.

Lorsque la décomposition est plus avancée, la membrane vitellaire crève quelquefois, le vitellus s'échappe en formant de petits amas irréguliers, et l'on voit des lambeaux membraneux opaques flotter çà et là dans l'œuf et embrasser quelques granules adipeux. D'autres fois, ces granules flottent librement et se coagulent en masses grenues compactes, de couleur jaunâtre et de forme circulaire. La membrane vitellaire se dissout complètement; la membrane coquillière résiste plus longtemps: elle se recouvre de moisissure et finit par crever également, en laissant échapper son contenu, qui se précipite au fond du vase, tandis que la graisse coagulée se ramasse à la

surface où elle devient le repaire d'une quantité d'infusoires qui vivent au milieu de la moisissure.

Une maladie particulière et terrible des œufs, ainsi que des embryons nouvellement éclos, c'est une espèce particulière de moisissure qui se développe à leur surface. Ce n'est que dans ces derniers temps que l'on s'est occupé de ces parasites végétaux, et chaque jour nous apporte de nouveaux renseignemens sur leur histoire. On ne s'étonnera donc pas que j'aie observé et étudié avec soin cette moisissure. Elle m'a d'ailleurs enlevé plusieurs centaines d'œufs, et ce n'est qu'à force de les essuyer et de les isoler que je suis parvenu à conserver le petit nombre d'embryons dont j'avais besoin pour poursuivre mes observations. Lorsque les œufs commencent à être attaqués, on s'aperçoit, même à l'œil nu, que leur transparence diminue. Les taches laiteuses, dont nous avons parlé plus haut et qui indiquent la décomposition, ne se montrent pas ; mais toute la surface offre une teinte sale, comme si une matière visqueuse s'y était déposée. Sous le microscope, l'œuf paraît couvert de petits grains opaques très-serrés, qui, lorsque la lumière est intense, prennent une teinte blanchâtre. On voit en outre çà et là quelques petits fils à la surface ; cependant l'on parvient encore à enlever cette matière et à sauver l'embryon en nettoyant convenablement l'œuf avec un pinceau très-fourni ; mais si l'on néglige de prendre cette précaution, l'on est tout étonné de voir les progrès que la maladie fait du jour au lendemain. De longs fils transparens, réunis souvent en bouquet ou placés autour de l'œuf comme des rayons, l'entourent de toute part. Sa pesanteur spécifique a diminué, et ce n'est que lentement qu'il arrive au fond du vase. Il est alors inutile d'essayer d'enlever ces fils, qui sont tellement adhérens à la membrane coquillière qu'ils résistent au pinceau. La membrane coquillière elle-même est devenue beaucoup plus faible et crève à la moindre pres-

sion. Examinée au microscope, cette moisissure se compose de longs fils transparens et articulés, souvent renflés à leur extrémité extérieure; les divers articles sont remplis d'une quantité innombrable de ces mêmes petits granules que nous venons de signaler plus haut et qui sont les sporules au moyen desquelles cette plante se propage. L'embryon est alors ordinairement mort ou il est très-malade; les pulsations du cœur sont moins fréquentes, les divers organes sont atrophiés ou irrégulièrement développés. J'ai vu des monstres de toute espèce parmi ces embryons malades. Le mode d'accroissement de ces moisissures me paraît tout-à-fait analogue à celui que M. Hannover a étudié sur les Tritons (*).

La même moisissure se rencontre aussi sur les jeunes poissons, et peut-être est-ce la même plante qui affecte souvent les vieux poissons et qui les fait mourir. J'ai vu un embryon qui, après être sorti parfaitement sain de l'œuf et après avoir nagé pendant huit jours dans le vase qui le contenait, fut tout-à-coup atteint de cette moisissure. Elle commença par la queue, se communiqua ensuite aux nageoires, puis à la peau extérieure et aux muscles. La corde dorsale, mince et rappetissée, paraissait isolée au milieu de cette masse de fils. Ce petit poisson vécut ainsi pendant huit jours: il était ordinairement étendu au fond du vase et faisait des mouvemens très-violens, dès qu'on lui touchait la queue. Celle-ci était déjà à moitié détruite, lorsqu'il se forma une tache de moisissure sur le péricarde et une autre au dessus des yeux. Le petit animal était à peine vivant et ne faisait plus aucun mouvement; mais je voyais encore, sous le microscope, son cœur battre sous la moisissure; ce ne fut que le dixième jour après l'explosion de la maladie qu'il succomba.

(*) Archives de Muller de 1839, page 338 et suiv.

Toutes ces maladies avaient tellement réduit notre provision d'œufs, pendant le premier hiver de nos observations, qu'après quinze jours il me restait à peine vingt embryons. L'époque du frai était passée et je voyais arriver le moment où, faute de matériaux, je serais forcé d'interrompre ces recherches. Je dus donc songer au moyen d'observer l'embryon sans briser son enveloppe. Le procédé que j'employai dans ce but ne m'a pas seulement permis de continuer mes observations sans préjudice pour l'animal; mais il m'a encore offert cet autre avantage, de pouvoir observer journellement le même embryon. Toutes les phases du développement de l'organisme ont ainsi pu être appréciées avec une précision beaucoup plus grande, et je n'ai pas couru le risque de confondre les différens termes de l'accroissement, comme cela arrive souvent, lorsqu'on est obligé de sacrifier un œuf pour chaque observation. Cet avantage est surtout inappréciable pour l'étude de la circulation; aussi toutes les figures de la seconde et de la troisième planche sont-elles dessinées d'après un seul et même individu; ce qui ne l'a pas empêché d'éclore le second; preuve que les fatigues qu'il eut à supporter en passant tous les jours plusieurs heures sous le microscope n'avaient en aucune façon nui à son développement.

Voici maintenant quelques détails sur les précautions que j'ai prises pour observer convenablement. Je commençai par placer mon œuf dans un verre concave enchâssé dans un anneau métallique. Je remplis d'eau la concavité du verre, dont le diamètre égalait à peu près la hauteur de l'œuf, et j'y plaçai ce dernier; je recouvris ensuite le tout d'une plaque de verre, en évitant qu'aucune bulle d'air ne restât dedans. De cette manière, l'œuf était complètement entouré d'eau sans subir aucune pression. Renversant alors l'appareil de manière que la plaque de verre se trouvât en bas et le verre concave en haut (ce qui ne peut se faire qu'autant que la plaque de verre et l'anneau mé-

tallique joignent parfaitement), je plaçais le tout sous le microscope et je pouvais observer ainsi des heures entières. Lorsque je voulais changer la position de l'œuf, je n'avais qu'à bouger un peu le verre concave, et j'arrivais sans peine à examiner l'embryon de tous les côtés. La concavité de mon verre ne contenant que très-peu d'eau, j'avais soin de la changer toutes les demi-heures en replaçant mon œuf pour quelques minutes dans le grand vase. Bientôt cependant, je m'assurai que ce procédé ne suffisait pas pour toutes les observations. La lumière du jour ne se concentrait pas assez sur un même point, pour permettre de saisir bien tous les détails des parties intérieures, qui sont souvent très-transparentes. La forme sphérique de la membrane extérieure réfractait trop les rayons lumineux, ce qui faisait qu'une grande partie de la circonférence de l'œuf paraissait opaque et indistincte. J'eus en conséquence recours à la lumière artificielle, qui convenait en effet mieux au but que je me proposais : tous les contours se présentèrent dès-lors d'une manière bien plus précise qu'à la lumière du soleil ; les ombres étaient mieux marquées et la circonférence se trouvait aussi bien éclairée que le centre. Dans les observations difficiles, je faisais habituellement usage du diaphragme, et alors tous les organes apparaissaient avec une clarté et une précision telle, que je pouvais en saisir en détail toutes les parties, sans qu'il me restât aucun doute sur leur superposition. Dans mes dessins, les contours sont quelquefois plus tranchés et les ombres plus intenses que dans la nature ; mais c'est une exagération qu'il est impossible d'éviter à cause de l'extrême transparence de toutes les parties. Pour y remédier, je me suis appliqué à maintenir toujours les mêmes proportions de lumière et d'ombre, et j'espère ainsi avoir prévenu toute cause d'erreur à cet égard. Les microscopes qui ont servi à mes observations, sont, l'un de Frauenhofer à Munich, appartenant à M. Agassiz,

et l'autre de Schieck et Pistor à Berlin, excellent instrument, dont j'ai dû la communication à l'obligeance de M. Godet.

Les mêmes observations furent continuées l'année suivante et, guidé par l'expérience, je réussis cette fois à élever un nombre bien plus considérable d'embryons. J'accordai moins d'importance au développement des formes extérieures et pus ainsi consacrer tout mon temps à observer la formation des cellules et leur mode d'aggrégation dans les divers organes. Je ne m'étendrai pas ici sur la manière dont il faut observer, supposant que tous les naturalistes qui connaissent l'usage du microscope sont familiers avec ces procédés. Mais il ne sera pas inutile de dire un mot sur la manière dont il faut ouvrir les œufs pour ne pas endommager l'embryon ou le vitellus. L'élasticité extrême de la membrane coquillière et la mollesse de la membrane vitellaire, ainsi que de tous les tissus embryonaires présentent de grandes difficultés et, pour les surmonter, j'avais soin de fixer l'œuf sous l'eau, au moyen d'une fine aiguille que j'introduisais dans ses parois, en évitant avec soin toute lésion de la membrane vitellaire ou de l'embryon. L'œuf étant ainsi suspendu à l'aiguille, je coupais, au moyen de fins ciseaux, la membrane coquillière derrière l'aiguille; il en résultait ainsi une ouverture de forme lenticulaire qui se laissait facilement agrandir. Il est indispensable de faire cette opération sous l'eau, car autrement la membrane coquillière conflue sur la tranche de l'incision avec la membrane vitellaire et il est presque impossible de les dégager. Sous l'eau, cet inconvénient n'est pas à craindre, car l'eau tient les deux membranes assez éloignées pour que l'on puisse pénétrer avec l'instrument dans l'intervalle.

Dans l'étude des cellules embryonaires, il est essentiel d'éviter le contact de l'eau qui les modifie instantanément. Le meilleur procédé consiste à placer le vitellus avec l'embryon

sur un verre, après l'avoir extrait de la membrane coquillière. Il est alors facile de faire toutes les observations que l'on désire, en ouvrant le vitellus et en maintenant les cellules embryonales dans le liquide même du vitellus, qui ne les attaque en aucune manière.

CHAPITRE III.

DE L'ŒUF FÉCONDÉ ET DU GERME.

On sait que la fécondation s'opère d'une manière fort simple chez les poissons ovipares. Au moment où la femelle dépose ses œufs dans l'eau, le mâle les asperge de sa semence. Il en résulte que dans un accouplement aussi incomplet, une quantité d'œufs restent sans fécondation, surtout chez les poissons où le contact n'est pas immédiat. La fécondation artificielle a, au contraire, l'avantage de mettre tous les œufs sans exception en contact avec le sperme et d'opérer ainsi pour tous la fécondation. Quant au sperme, quoiqu'on en connaisse exactement les parties constitutives et, bien que l'on sache qu'il est la condition indispensable de toute fécondation, on ne sait cependant presque rien du rôle que les différentes parties de cette liqueur jouent dans la fécondation. Je me suis donné toutes les peines possibles pour savoir comment se comportent, dans la fécondation, les animalcules spermatiques de la Palée, mais en vain. C'est pourquoi je vais passer immédiatement aux modifications que l'œuf subit après la ponte. Quant aux zoospermes eux-mêmes, nous les décrirons en traitant de l'anatomie des testicules.

Le premier jour qui suit la ponte, les modifications que l'on remarque sont les mêmes pour tous les œufs, qu'ils soient fécondés ou non, car elles résultent en grande partie d'influences physiques qui n'ont aucun rapport avec le développement de la vie. Aussi est-il impossible de dire, pendant les premières heures, si l'œuf est fécondé ou non. Ce n'est que plus tard, que l'apparition du germe, dans les œufs fécondés, et les signes de décomposition décrits ci-dessus, dans les autres, permettent de les distinguer les uns des autres.

A peine déposé dans l'eau, l'œuf commence à se gonfler, la membrane coquilliere se présente bientôt sous la forme d'un anneau séparé du vitellus, par un espace transparent qui indique la présence d'un liquide (*f*) entre elle et la membrane vitellaire. Le vitellus, avec sa membrane, nage dans ce liquide, s'y meut librement et y tournoye indépendamment de cette derniere, dès que l'on roule l'œuf, mais de telle manière que le disque huileux est toujours tourné en haut. A cette époque, il est par conséquent difficile d'observer l'œuf d'un autre côté que du côté du disque huileux et il faut une certaine pression pour le fixer ou pour le tourner dans un autre sens. Le liquide (*f*) intermédiaire entre les membranes coquillière et vitellaire est parfaitement incolore, limpide et non attaquable par les réactifs chimiques; du moins n'ai-je jamais remarqué le moindre changement. Ce liquide me paraît être tout simplement de l'eau, qui peut-être est introduite par l'effet de l'absorption capillaire des tubes de la membrane coquillière décrits ci-dessus et qui se dépose entre cette dernière et la membrane vitellaire. Ce qui semble surtout devoir le faire supposer, c'est le fait que ce liquide, ainsi que l'eau, trouble et coagule le vitellus. Par sa position, ce liquide correspond évidemment à l'albumen de l'œuf des oiseaux, quoiqu'il en differe par sa formation et sa structure. En effet, il n'est pas étonnant que dans la Palée, qui n'a point d'ovi-

ducte, la formation d'un liquide correspondant à l'albumen dépende de circonstances physiques, qui surviennent après la ponte, tandis que l'oiseau prépare déjà l'albumen dans l'intérieur de l'oviducte. Les fig. 9 et 10 de Tab. I représentent l'œuf peu d'heures après la ponte, lorsqu'il est arrivé au maximum du gonflement résultant de l'imbibition de l'eau au travers de la membrane coquillière (*).

Les modifications qui accompagnent le développement embryonaire commencent aussitôt après le frai. Mais il est digne de remarque que ces modifications ne supposent pas nécessairement la fécondation ; seulement, si les œufs n'ont pas été fécondés, la marche de ces modifications se trouve bientôt arrêtée ou bien devient irrégulière. Il paraîtrait, par conséquent, que la simple sortie des œufs de la cavité abdominale suffit pour déterminer en quelque sorte le développement progressif du germe, mais qu'il faut en même temps l'action de la fécondation pour maintenir et mûrir le développement.

L'inspiration de l'eau par la membrane coquillière n'est pas arrivée à son terme, que déjà l'on voit se former un renflement vésiculaire (*h*) transparent, qui recouvre le disque huileux comme une petite colline (fig. 11, 12, 99 et suivantes), et dans lequel l'on a beaucoup de peine à découvrir une formation granulée. Vu de profil, la base du renflement, d'abord très-petite (fig. 11), occupe, lorsque celui-ci est parvenu à sa plus grande hauteur, à peu près le quart du pourtour du vitellus ; elle re-

(*) Dans un ouvrage qui vient de paraître sur le développement du *Gobius fluviatilis*, ouvrage qui contient de précieuses observations malheureusement trop souvent défigurées par de faux raisonnemens, l'auteur, M. Filippo de Filippi, parallélise le liquide vitellaire avec l'albumen de l'œuf d'oiseau, au lieu d'y voir l'analogue du jaune ; et cependant il existe aussi dans l'œuf de ce poisson une membrane coquillière imbibée d'eau qui, au reste, ce me semble, aurait dû lui faire connaître la véritable signification du liquide dans lequel le vitellus flotte

présente alors exactement un segment de sphère (fig. 12). Au bout de peu de temps, le milieu s'aplatit et paraît même un peu enfoncé, tandis que les bords deviennent plus roides. Le renflement occupe invariablement le milieu du disque huileux, mais ne frappe pas le regard lorsqu'on néglige de tourner l'œuf; car il est si transparent, qu'on ne le remarque pas d'en haut, et ses bords passent insensiblement à la membrane vitellaire qui a l'air de le recouvrir (fig. 12).

Lorsqu'on ouvre l'œuf et que l'on examine le contenu du renflement sous un fort grossissement, on y trouve, à côté d'un liquide gélatineux et visqueux, une quantité de petites vessies transparentes, de dimension très-variable (fig. 100). Plus ces vésicules sont grandes, et plus leur contour est délicat et la membrane qui les entoure fine; les petites, au contraire, sont d'une apparence plus granulaire et leurs bords sont mieux accusés; mais leur intérieur n'en est pas moins transparent. Il est facile de s'assurer de la forme sphérique de ces petites vésicules, en les roulant sur le verre. Mais c'est en vain que l'on cherche à connaître la nature de leur contenu; de quelque manière qu'on les traite, on les trouve toujours parfaitement transparentes et remplies d'un liquide qui paraît être le même que celui dans lequel elles flottent. Dans l'eau, ces vésicules disparaissent bientôt, sans laisser aucune trace de leur présence, et le liquide se coagule de la même manière que le vitellus.

Le renflement change cependant de forme; tandis que d'un côté le profil présente encore le même contour qu'auparavant, on découvre de l'autre côté un léger enfoncement sur son milieu. En même temps, les bords sont devenus plus roides, le renflement entier a pris une forme plus massive et l'apparence granulaire est plus distincte (fig. 101). En tournant l'œuf, on s'aperçoit bientôt qu'un léger sillon flanqué de deux

éminences allongées, occupe le milieu du renflement. Ce sillon, qui va d'abord en diminuant de profondeur vers ses extrémités, se retrécit peu à peu, devient plus profond et plus accusé. Il a alors la forme d'une fissure qui semble séparer les deux éminences latérales jusqu'au fond; mais avant qu'il ait pénétré aussi profondément, on voit apparaître un second sillon qui coupe le premier à angle droit et qui, d'abord peu profond, comme le premier, s'enfonce insensiblement dans la masse, ensorte que le renflement que nous pouvons appeler dès maintenant le *germe*, se compose de quatre collines d'égale grandeur, séparées par un sillon en croix (fig. 102 et 103). Bientôt apparaît encore un autre sillon, parallele au second, ensorte que le germe paraît divisé en six collines, et le renflement présente par conséquent, d'un côté, un sillon et deux éminences latérales (fig. 104), et de l'autre, deux sillons qui séparent une éminence médiane de deux éminences latérales. Il y a par conséquent six collines, chacune des deux éminences primitives étant divisée en trois. Peu à peu les sillons changent aussi de forme; l'ouverture supérieure se rétrécit, et bientôt ils n'apparaissent plus que comme des fissures traversant la masse. Un nouveau sillon parallele vient maintenant diviser l'éminence médiane (fig. 105), et il en résulte une double série de collines. Vers le milieu du second jour, le germe a presque repris sa forme primitive; seulement son renflement est plus haut, sa surface est plus aplatie et ses bords s'élèvent presque verticalement au dessus du vitellus. Les sillons se sont transformés en fissures; il y en a trois dans un sens et deux dans l'autre, qui s'entrecoupent à angle droit, ensorte que le disque entier se trouve composé de douze collines (fig. 106). Peu à peu ces divisions se multiplient à tel point que les carrés qu'elles forment deviennent presque innombrables. A la fin du second jour, le germe prend la forme d'un segment de

sphère qui s'élève comme la cornée sur l'œil, et se compose d'une quantité de petites facettes circulaires ou de petites molécules sphériques (fig. 107) résultant de la division multipliée en tout sens.

Il est facile, malgré la grande transparence du germe embryonique, de distinguer au microscope ces différens sillons et éminences; ils se présentent d'une manière bien plus distincte encore lorsqu'on met l'embryon en contact avec un acide; mais il faut dans ce cas que l'acide soit excessivement raréfié, au point que le goût acidule en soit à peu près insensible a la langue. L'embryon, avec ses nombreuses divisions, se présente alors sous la forme d'une mûre, reposant sur le vitellus (fig. 108). L'acide contracte les différentes éminences, les rend opaques, et les sillons qui les séparent en deviennent d'autant plus larges et plus distincts.

Vers le troisième jour, les derniers sillons ont disparu et la surface du germe est aussi lisse qu'auparavant; mais sa transparence a considérablement diminué par suite du développement des cellules embryonaires qui s'est opéré dans l'intérieur, à mesure que les sillons se modifiaient (fig. 109).

Rusconi (*) a déjà démontré, en 1836, l'existence des sillons que nous venons de décrire dans l'œuf de la Tanche. Je les trouve également dans des dessins que M. Agassiz fit exécuter en 1831 pour servir a l'embryologie de la Perche. Il n'y a pas jusqu'au nombre et à la position des renflemens tels que les indique Rusconi qui ne correspondent avec ce que j'ai observé moi-même; seulement, ce naturaliste ne mentionne pas le moment où il y a deux, ni celui où il y a six collines; il n'en a vu que quatre et huit placées sur deux rangs. Il est par conséquent hors de doute que la classe des poissons ne fait pas exception

(*) Biblioteca italiana, tom. 79.

a la regle générale, quant à la présence des sillons dans le germe embryonaire. On sait que ces sillons ont été observés dans les Mammiferes, les Reptiles, les Mollusques, les Méduses et les Polypes, et il est probable que bientôt ils seront connus dans toutes les classes du regne animal. Il eût été intéressant pour moi de pouvoir vérifier également dans la classe des poissons un autre phénomene connu depuis longtemps pour les Mollusques et observé par Bischoff (*) sur les Mammiféres et que cet auteur envisage comme commun à toute la série animale; je veux parler du mouvement rotatoire du vitellus au moyen d'un épithélium vibratile qui se développe a sa surface; mais je ne l'ai jamais observé dans les œufs de la Palée, qui semblent au contraire se maintenir toujours dans la même position, le disque huileux étant tourné en haut.

On se demande tout naturellement quelle est la cause de la formation de ces sillons dans le germe embryonique. Résultent-ils d'un développement intérieur, ou bien doit-on les attribuer à une cause extérieure qui les imprimerait a la surface de l'embryon? Pour décider cette question, il importe de se rappeler l'origine du germe et ses élémens constitutifs.

Nous avons vu (pag. 29) que les premiers vestiges du germe embryonique se composent de vésicules transparentes de différentes grandeurs et remplies de liquide. Si nous examinons de nouveau ce même germe apres la formation des sillons, nous verrons que l'intérieur a completement changé. On découvre déjà à travers la membrane coquillière, au moyen d'un fort grossissement, une accumulation considérable de grandes vésicules au dessus du vitellus et sur le disque huileux, vésicules qui présentent un aspect très-élégant, lorsqu'on examine l'œuf d'en haut (fig. 110). Si l'on ouvre l'œuf, on s'assure bientôt

(*) Archiv für Anatomie und Physiologie, von Müller, 1841, pag. 14.

que les vésicules que l'on avait aperçues à travers la membrane coquillière, ne sont pas remplies de liquide comme auparavant, mais que diverses modifications se sont opérées dans leur intérieur. On distingue trois formations diverses qui semblent se succéder de dehors en dedans, quoique leur succession soit difficile à reconnaître à cause de la mollesse du germe.

Au milieu du germe, dans le voisinage immédiat du vitellus, se trouvent de petites vésicules circulaires, remplies d'un contenu grenu, dans lequel flotte quelquefois une seconde vésicule, (fig. 111); preuve que ce sont de véritables cellules animales, douées d'un noyau. Cependant ce noyau n'est que très-faiblement indiqué, tandis que la membrane extérieure ou la membrane cellulaire est très-distincte. Les granules de l'intérieur ne sont pas, à ce qu'il paraît, des corps solides, mais il est au contraire probable que ce sont des gouttelettes graisseuses; car il n'y a que les plus petites qui ressemblent a un point noir, tandis que les plus grandes se présentent sous la forme d'anneaux opaques entourant un espace transparent, forme que nous avons mentionnée plus haut comme propre aux gouttes d'huile du vitellus dans le commencement de leur apparition. Ces cellules que nous appellerons *cellules embryonaires* pour les distinguer des cellules en pavé qui forment les couches extérieures, quoique très-rapprochées, ne se touchent pas; mais il y a entre elles une quantité assez notable d'un liquide gélatineux (la substance intercellulaire), et même dans leur position naturelle elles conservent la forme de vésicules creuses qui leur est propre.

On remarque à l'extérieur de ces cellules une couche d'autres cellules plus grandes qui, en se réunissant en pavé, s'aplatissent et prennent ainsi parfois une forme hexagonale (fig. 112). Il est rare qu'elles contiennent une substance granulaire; le

plus souvent on n'y découvre qu'un ou deux noyaux, dont les contours sont généralement arrondis, rarement comprimés, mais bien accusés. Le contour des parois extérieures, joint à une ombre qui règne le long du bord, donne à ces noyaux presque l'apparence de corps solides. Il m'a été impossible de découvrir un contenu quelconque à l'intérieur de ces noyaux.

Enfin les couches les plus extérieures du germe présentent les formes les plus variées; ce sont de grandes cellules, renfermant des noyaux très-développés dans leur intérieur (fig. 113 et 114). Tantôt parfaitement rondes, tantôt pyriformes, étranglées au milieu, ou comprimées par l'effet de leur juxta-position, ces cellules montrent toutes un, deux et jusqu'à trois noyaux dans leur intérieur. Ces noyaux sont en général ronds, mais souvent aussi ils sont de forme ovale, pyriformes ou bien étranglés au milieu, et, quoique plus petits que les noyaux de la couche moyenne, relativement à l'enveloppe extérieure, qui les entoure comme un ample manteau, leur grandeur absolue n'en est pas moins plus considérable, et l'on trouve même beaucoup de noyaux qui sont plus grands que les cellules mêmes de la couche moyenne.

Les grands noyaux, à leur tour, renferment souvent un second petit corps qui est le nucléolule (fig. 114). Ses contours sont bien circonscrits, et le plus souvent il se présente comme un point clair au milieu du noyau. Il est généralement rond, et ce n'est que par exception qu'il paraît déformé. Ses dimensions sont variables. Le plus souvent il est très-petit, plus petit même que les noyaux des cellules de la couche moyenne; mais parfois aussi il acquiert un développement considérable et remplit presque toute la cavité du noyau: néanmoins sa taille se maintient toujours dans un certain rapport avec celle de ce dernier, et l'on ne trouve de grands nucléolules que

dans les grands noyaux, tandis qu'ils sont petits dans les petits, s'ils ne manquent pas complètement.

On découvre parfois, mais rarement, dans les grandes cellules, un contenu granulaire à côté des noyaux; mais ces granules n'ont jamais l'apparence de corps solides; ils se présentent au contraire toujours sous la forme d'anneaux opaques, ce qui indique suffisamment que ce sont des vésicules de nature huileuse.

En traitant l'œuf à l'acide raréfié, on voit d'abord les noyaux devenir irréguliers, granuleux et opaques; en même temps la membrane ou parois des cellules se ride insensiblement, jusqu'à ce que toute la cellule ne présente plus qu'une tache irrégulière d'apparence grenue. J'ai représenté dans ma fig. 115 quelques-unes des cellules de la seconde couche (fig. 112), traitées à l'acide muriatique.

Je dois à l'obligeance de mon ami, M. le professeur Valentin de Berne, les fig. 111 à 114 qui représentent ces différentes formes de cellules, et comme ce sont exactement les mêmes formes que j'ai eu l'occasion d'observer en nature, j'ose me flatter qu'on voudra bien voir dans cette conformité une preuve de l'exactitude de mes observations.

Avant que la forme de mûre du germe dont nous avons parlé plus haut se soit développée, les cellules embryonaires (fig. 100) se trouvent mélangées avec des cellules en pavé de la catégorie de celles de fig. 111 et 112. Il y en a peu de la grandeur de fig. 113 et celles pourvues de noyaux et de nucléolules, comme les représente la fig. 114, manquent complètement.

Si nous considérons maintenant les cellules du germe embryonique dans leurs rapports entre elles et avec les modifications de formes survenues successivement, il devient évident que ces changemens, et notamment les sillons et les collines sont dûs a l'*accroissement des cellules* et non pas à

une division provenant d'une cause extérieure, et voici pourquoi. Dans l'origine, il n'existe que de petites cellules transparentes et imparfaitement développées; le germe embryonique est à peine en relief; peu à peu cependant il s'enfle, non pas d'une manière uniforme, mais en occasionnant de petites collines sur différens points. Les cellules se dilatent et en grandissant se développent davantage ou s'accroissent plus rapidement dans les collines que dans les sillons intermédiaires. Par l'effet de l'accroissement qui continue toujours, les collines se multiplient, se serrent et se superposent, ce qui rétrécit de plus en plus les sillons, jusqu'à ce qu'ils soient complètement effacés par l'effet de ce développement cellulaire qui s'opère de la base vers la surface, et quand le germe est redevenu uni, on peut s'assurer que les cellules ont également subi un développement analogue dans leur intérieur. Chez la Palée, les sillons ne sont donc pas, comme l'a prétendu un observateur récent (*) pour l'œuf de grenouille, des avant-coureurs de la formation des cellules, mais bien plutôt la première phase de la vie cellulaire à laquelle l'embryon entier doit son existence.

En admettant, d'après ces observations, d'après celles de Rusconi sur l'œuf de la Tanche et celles de M. Agassiz sur l'œuf de la Perche, que les choses se passent de la même manière dans toute la classe, je dirai que l'œuf des poissons se distingue de beaucoup d'autres, et en particulier de ceux de la grenouille, en ce que les sillons n'affectent que le germe et nullement le vitellus, et qu'ils ne sauraient en effet se former d'une autre manière, puisque, dans l'œuf de la Palée, le vitellus est complètement dépourvu de cellules. Ces particularités nous conduisent ainsi à jeter un coup d'œil sur la formation primitive du germe embryonique.

(*) Bergmann dans Muller's Archiv für Anatomie und Physiologie, 1840, p. 98.

Avant la maturité de l'œuf, la vésicule germinative est située, ainsi que nous l'avons démontré ci-dessus, au milieu des granules du vitellus qui deviennent plus tard les gouttes d'huile de l'œuf mûr. Il est probable, quoiqu'on n'ait pas pu s'en assurer par l'observation, que cette vésicule se trouve encore à la même place dans l'œuf mûr, c'est-à-dire au milieu du disque huileux. C'est de ce point que s'élève le premier vestige du germe, ainsi que nous venons de le démontrer. Nous devons en outre admettre, comme une conséquence de ce qui précède, que, pendant le développement de l'œuf dans l'ovaire, la vessie germinative, ainsi que les taches germinatives, croissent très-peu et que ces dernieres, apres avoir été granuleuses, prennent plus tard une forme annulaire, ce qui prouve que ce sont des vessies creuses. Si nous ajoutons a ceci que, d'apres les recherches de M. Barry (*) sur l'œuf des Mammifères, la vessie germinative se remplit, apres la fécondation, de cellules qui forment la base de l'embryon futur, et que les cellules primitives du germe ne sont que des vésicules creuses, exactement semblables aux taches germinatives et quant a la forme et quant au contenu, nous serons en droit d'en conclure *que les cellules du germe embryonique se développent des taches germinatives, que par conséquent les taches germinatives sont en réalité les véritables cellules embryonaires primitives, et que, dans les poissons, elles forment a elles seules le premier rudiment de l'embryon.*

Aussi longtemps que l'œuf séjourne dans l'ovaire, l'accroissement de ces parties, qui cependant sont la base de l'embryon futur, n'est que peu sensible. La ponte et la fécondation qui survient aussitôt après sont les conditions de leur développement. Les taches germinatives s'accroissent rapidement et deviennent des cellules ordinaires qui occupent toute la ca-

(*) Philosophical Transactions, l. c.

vité de la cellule mère, la vésicule germinative. Il est probable qu'au moment ou le germe commence a s'élever sensiblement, la membrane délicate de la vésicule germinative existe encore et enveloppe la masse des jeunes cellules. Mais il est probable aussi qu'elle crève plus tard et qu'elle est résorbée à mesure que les cellules résultant des taches germinatives se développent.

Mais revenons au développement du germe que nous venons de poursuivre jusqu'a la disparition des sillons. Ainsi que nous l'avons dit, le germe a, a cette époque, une forme hémisphérique, comme avant la formation des sillons ; mais il est en même temps beaucoup plus élevé et plus opaque, circonstance qu'il faut attribuer a l'agglomération des cellules et des granules (fig. 13 109). Il est placé sur le vitellus à peu près comme la cornée sur le bulbe de l'œil, occupant toujours le milieu du disque huileux, qu'il recouvre en grande partie, sinon entièrement.

Les modifications qui surviennent maintenant consistent essentiellement dans l'élargissement du germe, et il semble que cet élargissement est moins le résultat de modifications survenues dans les cellules, que d'un déplacement dans leur agglomération, car le germe s'aplatit de plus en plus pendant cette transformation. Bientôt le germe s'étend sur tout le disque huileux et vu de profil il présente de fortes saillies qui surmontent le vitellus (fig. 116). Quoique son pourtour soit encore circulaire, on aperçoit cependant, d'un côté, une agglomération plus considérable de cellules, tandis que le côté opposé est plus aplati. Le germe ressemble alors en quelque sorte à un embryon embrassant le vitellus. Cependant on peut s'assurer, en tournant l'œuf dans plusieurs sens, ou en le durcissant par des acides, qu'il n'existe encore aucun axe longitudinal qui détermine l'agglomération d'apparence céphalaire que l'on

croit remarquer en examinant le germe de profil. Ce n'est qu'un renflement du germe sur un point qui n'est pas le centre.

Plus le germe envahit le vitellus et plus le renflement dont nous venons de parler devient excentrique (en prenant pour centre le milieu du disque huileux). Il se détache aussi toujours plus de la partie dilatée du germe, qui, à cette époque occupe à peu près la moitié du vitellus. Celui-ci parait lui-même plus ou moins modifié en ce sens qu'il n'est plus entierement sphérique, mais affecte peu à peu une forme ovale dont le plus grand diametre coincide avec le milieu du germe et dont l'extrémité pointue est opposée à ce dernier (fig. 117). La formation des cellules est si considérable que même sous un faible grossissement, on parvient, quoiqu'avec peine, à saisir sa limite. En effet, sur les points où les cellules sont agglomérées, le vitellus prend une apparence grenue qu'il n'a point sur les parties non couvertes des cellules (fig. 117).

Dès que les cellules ont envahi à peu près la moitié du vitellus, elles cessent de se dilater, pour subir un changement intérieur très-notable : le germe se divise en deux parties, l'*embryon* proprement dit et la *vessie vitellaire*. A ce moment, le vitellus est encore plus allongé et affecte une forme ovale couronnée à son sommet par le disque huileux. En examinant le germe de profil comme auparavant (fig. 118), on voit, d'un côté, une masse opaque faisant saillie au dessus du disque huileux, et de l'autre côté un renflement vésiculaire transparent. Ces deux corps avancent un peu vers l'intérieur du vitellus et paraissent séparés au milieu par une saillie du disque huileux ; on dirait alors deux bras embrassant la partie supérieure du vitellus. La partie vésiculaire est parfaitement claire, limpide et uniformément arrondie (fig. 118 et 119) ; le renflement opaque, en revanche, paraît un peu aplati au milieu

et s'enfonce plus avant dans l'intérieur du vitellus. Mais il y a en même temps un passage si insensible entre ces deux parties, qu'il est impossible de tracer une ligne de démarcation, et l'on voit distinctement qu'elles sont adhérentes entre elles au dessus du vitellus (fig. 118).

Si nous considérons maintenant le développement des cellules qui déterminent cette séparation, nous y reconnaîtrons également des changemens notables : la partie embryonaire ne présente plus, dans la conformation de ses cellules, ces différences que l'on remarquait dans le germe, vers la fin de la formation des sillons. Les cellules renferment maintenant une substance finement grenue ou bien des noyaux distincts; mais toutes n'ont pas de nucléolules, bien qu'elles soient à peu près d'égal volume. D'un autre côté, ces cellules sont recouvertes d'une couche membraneuse composée de cellules en pavé très-limpides, ayant au moins le double de la grandeur des cellules embryonaires, mais renfermant rarement de jeunes cellules. Ces cellules membraneuses forment une triple et quadruple couche, s'aplatissent mutuellement par la pression qu'elles exerçent l'une sur l'autre et affectent souvent la forme d'un tissu cellulaire hexagonal semblable à celui des plantes. Leur membrane doit être très-élastique, car dès qu'on les isole, elles reprennent aussitôt leur forme circulaire ou ovale. J'ai pu souvent m'assurer de la manière la plus positive de leur nature vésiculaire, car, en ayant examiné quelques-unes qui étaient comprimées latéralement, je reconnus distinctement leurs parois enfoncées (fig. 123). Ces cellules membraneuses ne forment pas seulement la couche superficielle de la partie embryonaire, mais elles constituent aussi à ellesnseules la partie vésiculaire, et si cette dernière est transparente, c'est parce qu'elles ne contient pas de cellules granulaires, mais bien un liquide transparent et gélatineux, recouvert seulement de cette

couche épithéliale de cellules aplaties. Il va sans dire que cette couche de cellules en pavé recouvre aussi la couche celluleuse qui s'étend entre la partie embryonaire proprement dite et la vésicule; mais ici il se trouve en dessous toujours aussi quelques couches de véritables cellules embryonaires a contenu granuleux munies de noyaux.

CHAPITRE IV.

L'EMBRYON JUSQU'A LA FERMETURE DU SILLON DORSAL.

Ainsi que nous l'avons fait observer dans le chapitre précédent, les sillons et, en partie, l'agglomération des cellules autour du vitellus, ne doivent être considérés que comme un état préparatoire de l'embryon. C'est pourquoi nous avons envisagé toutes les modifications qui les accompagnent comme propres au développement du germe. Le véritable développement embryonique ne commence qu'à partir de la division du germe en deux parties, l'embryon et la vessie vitellaire, division que nous avons mentionnée à la fin du chapitre précédent. Jusqu'à cette époque, l'embryon n'est qu'un simple renflement des cellules. On pourrait croire que les cellules elles-mêmes sont douées d'un certain mouvement qui les rend aptes à se réunir en un point donné, puisque si elles se formaient spontanément en place, on ne comprendrait pas pourquoi la vessie vitellaire, qui était encore remplie de cellules granulaires quelques heures auparavant, se serait subitement vidée ; mais un pareil mouvement des cellules serait difficile à expliquer dans l'état actuel de nos connaissances. Peut-être ces changemens ne sont-ils qu'apparens et dépendans de la naissance subite d'un

grand nombre de cellules sur un point quelconque, tandis que sur un autre point elles disparaissent; ce qui pourrait alors faire supposer qu'elles émigrent d'un point à l'autre.

L'embryon occupe la même place que le renflement du germe et n'est qu'une forme plus enflée de ce dernier; on le reconnaît d'en haut, sous un faible grossissement, à une tache finement granulaire (fig. 119); mais l'agglomération des cellules en couches s'est étendue un peu au delà du disque huileux et recouvre à peu près les deux tiers du vitellus.

Le développement ultérieur de l'embryon fait des progrès très-rapides. Apres quelques heures, il s'est déjà considérablement étendu, et la direction longitudinale prédomine déjà sensiblement (fig. 120). En l'examinant de profil, on est frappé de son peu d'épaisseur (qui est même plus faible qu'au commencement de sa formation), combinée avec son extension considérable du côté inférieur, vers la partie du vitellus qui n'est pas envahie par le réseau des cellules (*J*). Ses rapports avec la vessie vitellaire sont completement changés; au lieu de passer de l'une à l'autre par une transition insensible (fig. 118), ces deux parties sont maintenant profondément séparées et leurs bords ne font plus que se toucher. On dirait même, lorsque l'on compare entre elles les fig. 118 et 120, que l'embryon et la vessie ont glissé le long des flancs du vitellus pour être plus diamétralement opposés. Mais lorsque l'on examine les choses de plus pres, on s'assure bientôt que cette opposition des deux parties résulte de l'extension de l'embryon vers le côté diamétralement opposé à la vessie; car à cette époque, l'embryon n'est pas encore séparé de la couche celluleuse, qui occupe la plus grande partie du vitellus, et ses contours ne sont encore indiqués que par une plus grande accumulation des cellules. Il est facile de se faire une juste idée du rapport de l'embryon avec la couche celluleuse et la vessie, en mettant l'œuf en contact avec un

acide très-raréfié. Les cellules se coagulent avant les autres parties de l'œuf et deviennent opaques. Si l'on examine alors l'œuf sur un fond noir, en saisissant le moment ou le vitellus est encore transparent, tandis que les cellules sont déja opaques, on aura une figure, telle que celles de fig. 121 et 122. L'accumulation la plus considérable correspond à l'embryon et au bord de la couche celluleuse, au dessus de laquelle se voit la partie encore transparente du vitellus; mais la teinte claire s'efface peu à peu pres de l'embryon et pres de la vessie; car les cellules en pavé dont est formée cette derniere deviennent également opaques, quoique un peu plus tard que les cellules embryonaires. Si l'on essaie maintenant, en roulant l'œuf, d'obtenir une projection de l'embryon sur un plan horizontal, on remarque qu'il s'est allongé et qu'il passe de tous côtés a la couche celluleuse. La partie libre du vitellus que la couche celluleuse n'a pas encore envahie apparaît alors sous la forme d'un trou, autour duquel la substance cellulaire paraît également épaissie (fig. 122), et que nous nommerons dorénavant le *trou vitellaire* (*J*).

Il résulte de ces faits que, dans le poisson, comme dans la poule, la première apparition de l'embryon a lieu sous la forme d'un renflement linéaire et uniforme des cellules qui forment la substance embryonaire: ensorte que cette *bande primitive*, comme l'appelle M. de Baer (*), existe aussi dans le poisson. Et, en effet, elle n'a été révoquée en doute que par un observateur récent; mais je ne pense pas avec M. de Baer qu'elle soit l'avant-coureur de la colonne vertébrale, ni la forme primitive du système cérébro-spinal, comme l'ont cru d'autres anatomistes. Elle est plutôt l'expression de la première tendance des cellules embryonaires a se rassembler autour d'un

(*) Dans le Manuel de Physiologie, par Burdach. Leipsick, 1828. Tom. II, page 242.

axe longitudinal (celui de l'embryon); et, de fait, l'embryon n'existe qu'à partir de l'apparition de la bande primitive, tandis qu'auparavant le réseau diffus des cellules ne trahit encore aucune tendance à se fixer en un point déterminé. Reichert (*), mu sans doute par un désir d'innovation poussé à l'excès, a voulu nier l'existence de cette bande dans la poule, en l'attribuant a une illusion d'optique, résultant du reflet du sillon dorsal encore tres-peu profond. Il ne m'appartient pas d'affirmer la présence de cette bande dans l'embryon de la poule, puisqu'elle a été démontrée par M. de Baer et par M. Valentin; mais, en ce qui concerne les poissons, je puis confirmer son existence avec une pleine et entière certitude. Reichert paraît s'être laissé induire en erreur par l'apparition du sillon dorsal dans l'embryon de la poule, et cette erreur est en effet très-concevable, puisqu'ici l'apparition de ce sillon suit immédiatement celle de la bande primitive et que cette dernière n'a qu'une existence très-passagère. Mais dans la Palée, où il existe souvent un intervalle d'un jour entre ces deux formes, on a suffisamment le temps de se convaincre de l'existence de la bande primitive.

A mesure que l'embryon se développe à l'opposite de la vessie vitellaire, la bande primitive s'évase de plus en plus et fait enfin place à d'autres modifications; et quand l'opposition de l'embryon et de la vessie vitellaire est assez complète pour qu'une ligne tirée par le milieu de l'une et de l'autre corresponde au diametre de l'œuf, le sillon dorsal est déja tellement avancé qu'il est presque impossible de ne pas l'apercevoir. C'est ce moment de l'embryon que représentent les fig. 20, 21, 22 et 124.

Les cellules embryonaires sont maintenant toutes rassemblées autour de l'axe de l'embryon, car celles qui recouvrent le vitel-

(*) Das Entwickelungsleben im Wirbelthierreiche. Berlin, 1840. Page 105.

lus et la vessie vitellaire ne sont que de grandes cellules en pavé sans noyau, qui, sous un faible grossissement, semblable à celui des figures que nous venons de mentionner, demeurent complétement inaperçues. Il suffit alors de tempérer un peu la lumière au moyen du diaphragme pour distinguer exactement les contours de l'embryon. Ils ne sont indistincts qu'à l'extrémité postérieure, dans le voisinage du trou vitellaire, où il se forme encore de nouvelles cellules sur le bord de la couche celluleuse. On distingue maintenant fort bien la partie céphalaire, le tronc et la partie caudale, et l'embryon entier paraît divisé en deux parties égales par un sillon longitudinal qui règne le long du dos et qui est flanqué de deux éminences latérales.

La *partie céphalaire* de l'embryon (fig. 20 et 21 *i*), qui est la plus volumineuse, se présente, vue en face (fig. 21), comme une masse irrégulièrement carrée, occupant à peu près un sixième de la circonférence du vitellus; sa largeur est deux et demi fois plus considérable que sa hauteur; ses contours sont légèrement convexes du côté du vitellus, et celui-ci montre une petite impression en cet endroit. Les côtés s'enflent en se recourbant légèrement et passent à la face supérieure, qui est un peu déprimée, en formant un angle arrondi; tandis que la face inférieure, en contact avec le vitellus, est plus anguleuse (fig. 21). Lorsqu'on examine l'extrémité céphalaire de profil, on voit qu'elle n'est pas tronquée verticalement, mais obliquement et en arrière, tandis que latéralement elle passe à la partie moyenne de l'embryon, en décrivant une courbe légère (fig. 20).

La dépression de la partie céphalaire ou la partie antérieure du *sillon dorsal* (*n*) est très-faible, et les renflemens qui la bordent, et que nous désignerons sous le nom de *carènes dorsales* (*m*), sont très-peu sensibles (fig. 21); mais la dépression devient de

plus en plus profonde, à mesure qu'elle passe à la partie moyenne ; en même temps, les carènes deviennent plus saillantes et leur base plus étroite, de manière qu'elles atteignent leur plus grande hauteur et le sillon sa plus grande profondeur au milieu de la partie moyenne de l'embryon (fig. 22.) En même temps, les carènes se rapprochent à mesure qu'elles s'élèvent et le sillon se rétrécit en conséquence (fig. 22, 124). Cependant, quelle que soit sa profondeur, ce sillon ne pénètre jamais jusqu'au vitellus et ne sépare point l'embryon en deux parties distinctes ; mais il a toujours pour base une partie de la substance embryonaire qui empêche la division. La hauteur des carènes, comparée à la profondeur du sillon, augmente d'avant en arrière, mais non pas la hauteur absolue de l'embryon, celle-ci est même moindre en arrière que la hauteur absolue de la tête.

Le microscope ne suffit pas pour donner une idée exacte de l'extrémité postérieure de l'embryon ; il faut pour cela avoir recours aux acides, à moins que l'on ne veuille se contenter d'un à peu près, tel que le représente la fig. 22, tandis qu'en endurcissant l'embryon au moyen de l'acide, on voit fort bien que le sillon ne se termine pas de la même manière en arrière qu'en avant ; au lieu de s'élargir et de s'évaser il conserve une largeur à peu près constante jusqu'à son extrémité, mais son fond s'élevant insensiblement, il finit par devenir à peu près plat (fig. 124). La partie libre du vitellus, que nous avons appelée le trou vitellaire, est entouré d'un anneau assez élevé qui se dégrade insensiblement en dehors, tandis qu'à l'intérieur ses parois sont presque verticales. On dirait que cet anneau est la continuation des deux carènes qui accompagnent le sillon (fig. 124).

C'est de ce trou vitellaire (*J*) que Rusconi (*) disait qu'il de-

(*) Archives de Müller, 1836, pag. 205 et suiv.

venait plus tard l'anus du poisson. Les observations qui suivent montreront que cette opinion est complètement erronée et qu'elle ne repose que sur ce fait, que ce trou occupe en effet la place que doit occuper plus tard l'anus à l'extrémité du tronc; mais il ne résulte pas encore de cette coïncidence qu'il se transforme réellement en anus; jusqu'ici il ne fait qu'indiquer l'extrémité du tronc, car la queue n'apparaît que plus tard.

Pendant que ces modifications ont lieu, les cellules ne paraissent subir aucun changement sensible; plus tard encore le développement paraît se borner essentiellement à la disposition des divers organes, en particulier du système nerveux et de ses enveloppes, et l'on voit toujours les petites cellules embryonaires avec leur noyau, recouvertes aux différens âges par les cellules en pavé de la couche épidermoïdale.

Reichert (*) qui, le premier, a essayé de baser un système de développement embryonique sur les cellules, envisage le développement de la couche épidermoïdale comme la première formation qui se manifeste et il la fait dériver immédiatement du vitellus. Mais il résulte des faits que nous avons signalés, que, dans la Palée au moins, les cellules de cette couche ne sont qu'une modification des cellules embryonaires primitives et ne proviennent pas directement du vitellus; aussi ne sont-elles pas les seules qui envahissent le vitellus, comme le prétend M. Reichert; cet envahissement s'opère de concert avec les cellules embryonaires. Elles n'occupent le vitellus en entier que lorsque les cellules embryonaires se sont retirées pour se rassembler dans la bande primitive autour de l'axe de l'embryon futur.

Cette tendance des cellules embryonaires à se réunir autour de l'axe longitudinal se fait aussi remarquer plus tard; les

(*) Das Entwickelungsleben, etc

carènes latérales qui bordent le sillon, deviennent de plus en plus saillantes; les bords du trou vitellaire s'enflent toujours plus; la base de l'embryon qui touche le vitellus se rétrécit à vue d'œil et paraît toujours plus distinctement séparée de l'enveloppe épidermoïdale de ce dernier. En même temps, l'embryon empiète par sa base sur le vitellus, de manière que, vu de certains côtés, celui-ci offre une impression assez considérable. Cet empiètement est une preuve manifeste en faveur de cette tendance de concentration que nous venons de signaler; cependant il ne faut pas en chercher la cause unique dans les cellules embryonaires; il faut encore tenir compte du développement d'un organe nouveau, savoir : de la *corde dorsale* (*p*), dont nous traiterons plus tard.

Les modifications les plus importantes ont lieu dans la forme et dans les parois du sillon lui-même; aussi méritent-elles une attention particulière, eu égard à leur importance pour la suite. Nous avons vu que le sillon, au moment de se former, n'est pas encore circonscrit exactement en avant, mais qu'il se perd du côté de l'extrémité céphalaire en une faible dépression qui ne permet pas d'en déterminer exactement la forme (fig. 21, 124). Bientôt cependant ces conditions changent, et les carènes deviennent aussi saillantes et aussi prononcées vers l'extrémité céphalaire que partout ailleurs; tandis que le sillon présente ici une forme tres-particulière (fig. 125); il se ferme en avant pour former une pointe obtuse et arrondie qui cependant est un peu plus large que le sillon au milieu de l'embryon (*x*, fig. 125). Cette pointe passe, au moyen d'un étranglement à peine sensible, à un élargissement considérable qui est presque circulaire et correspond à l'endroit où la base de l'extrémité céphalaire est la plus large (*y*, fig. 125). En arrière, cet élargissement est suivi d'un étranglement beaucoup plus considérable que celui qui le sépare de la pointe (*x*), et les carènes qui forment l'é-

tranglement sont recourbées d'une manière beaucoup plus brusque. L'isthme n'est cependant pas considérable et un second élargissement (z, fig. 125) succède au premier, dont il n'est que la répétition; mais il est beaucoup plus oblong que le premier et sa largeur excède fort peu celle de la pointe. En revanche, sa longueur est à peu près égale à celle de l'élargissement principal. Il se confond en arrière avec le sillon (n) qui n'a point perdu sa forme de gouttière, quoiqu'il soit sensiblement plus profond, les carènes latérales s'étant élevées d'une manière notable.

Une grande activité se manifeste en même temps sur le pourtour du trou vitellaire; les cellules s'accumulent ici de toutes parts; il paraît même qu'il y en a qui s'élèvent de l'intérieur et nous voyons en effet dans la fig. 125 ce trou sensiblement rétréci; bientôt il va disparaître complètement, pendant la métamorphose suivante.

La transformation de la partie céphalaire du sillon en plusieurs divisions distinctes est le premier indice du système nerveux central composé du cerveau et de la moelle épinière. Cette transformation n'est pas caractérisée par une nouvelle formation de cellules, ni par l'apparition de cellules d'une structure particulière.

Les cellules qui forment ce premier rudiment du système nerveux sont les mêmes que celles du reste de la masse embryonaire; des cellules épidermoïdales forment le revêtement extérieur et des cellules embryonaires la base des carènes du sillon: en outre, l'on voit apparaître simultanément de nouvelles cellules destinées à devenir la base d'un nouveau système qui se manifeste en même temps que la partie céphalaire du sillon et se circonscrit d'une manière plus précise; je veux parler de la *corde dorsale* (p). Si l'on examine à cette époque un embryon sous un assez fort grossissement, on voit dis-

tinctement au fond du sillon, dans la direction de l'axe longitudinal, une série de cellules particulières (fig. 126) qui se distinguent des autres cellules embryonaires par leur grandeur et par leur apparence plus opaque; elles sont rondes, bien moins élastiques et moins distinctement circonscrites que les cellules épidermoidales ou embryonaires; elles crevent facilement sous le compresseur et se déchirent en lambeaux irréguliers. Leur teinte opaque résulte d'une quantité de petits points et de grains assez volumineux, qu'elles contiennent dans leur intérieur; mais je n'y ai pas observé de noyau.

J'ignore quels sont les rapports directs de ces cellules avec la corde dorsale; tout ce que je puis dire, c'est qu'elles sont situées a l'endroit que celle-ci occupera plus tard et placées en séries comme si elles étaient enfilées; mais il n'en existe plus aucune trace dès que la corde dorsale apparaît. Se confondent-elles en une masse homogène pour former la corde dorsale, ou bien ne faut-il voir en elles que les avant-coureurs de cette derniere, destinés à être résorbés des qu'elle apparaît? C'est ce qu'il m'est impossible de décider d'après les données que je possede maintenant. Je n'ai jamais vu les deux choses simultanément; aussi longtemps que j'ai observé les cellules, je n'ai remarqué aucune trace de la corde dorsale, et lorsque celle-ci se montrait, les cellules avaient disparu; je n'ai pas non plus découvert dans l'intérieur de la corde dorsale quoi que ce soit qui eût pu me dire ce qu'elles étaient devenues.

CHAPITRE V.

DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL.

Nous avons poursuivi dans le chapitre précédent le développement du sillon dorsal jusqu'au moment de sa séparation en plusieurs parties, premier indice de la formation du système nerveux central. Nous aurons maintenant à examiner ce système dans toutes ses phases, jusqu'au développement complet du cerveau dans le poisson adulte.

On a beaucoup discuté pour savoir quelle interprétation il fallait donner au sillon et aux carenes qui le bordent. Il est évident que cette question ne pourra être résolue aussi longtemps que l'on posera en principe que le germe de tout organe, tel qu'il apparait dans l'embryon, contient déjà le rudiment de toutes les parties qui composeront plus tard cet organe. La plupart des organes de l'embryon ne sont, dans l'origine, que des accumulations irrégulieres de cellules destinées à se développer plus tard, en suivant des phases diverses. Souvent, il est vrai, le premier germe d'un organe contient déja des cellules particulieres qui déterminent dès le principe une distinction dans la structure primitive de cet organe. Mais souvent aussi ces differences n'existent pas, et il

n'y a alors que la disposition des cellules embryonaires qui, en se groupant d'une manière déterminée, constituent la première trace d'un organe ou d'un système d'organes. Le rudiment du système nerveux central, représenté par le sillon dorsal et les carènes qui l'accompagnent, est dans ce cas. La forme des cellules est ici la même que dans les autres parties de l'embryon, et leur disposition constitue seule les différences. Or, en pareil cas, comment savoir à laquelle des parties qui constitueront plus tard le système nerveux et ses enveloppes, les différentes cellules correspondent? Une partie deviendra des muscles, une autre des tendons, une autre des os et d'autres enfin des fibres nerveuses ou des cellules ganglionaires : on ne peut donc pas dire que les carènes, y compris le sillon, soient le système nerveux central ou son enveloppe; ils ne sont que les analogues de ces parties quant à la forme.

Reichert s'appuyant sur les recherches qu'il a faites sur les embryons de la grenouille et de la poule, prétend que les deux carènes sont les deux moitiés du système nerveux séparées par la corde dorsale (*). Il pense que ces deux moitiés se composent, dans l'origine, de couches membraneuses de cellules disposées de chaque côté de la corde dorsale et que c'est en s'épaississant qu'elles forment les carènes. Ces couches de cellules sont, selon lui, séparées du reste de la masse embryonaire par une fissure, mais les cellules elles-mêmes ne diffèrent pas des autres cellules embryonaires. On voit que cette opinion n'est pas applicable aux poissons; car, ainsi que nous l'avons fait observer ci-dessus, les carènes existent longtemps avant que l'on aperçoive la moindre trace de la corde dorsale, et ne peuvent donc pas être séparées par cette dernière. De plus, la corde dorsale n'est point à jour dans le sillon, comme cela

(*) Reichert, das Entwickelungsleben. pag. 12

paraît être le cas dans la grenouille, d'après M. Reichert; elle est au contraire recouverte d'une accumulation considérable de cellules qui la séparent du fond du sillon. Il en résulte que, dans le poisson, les carenes étant adhérentes entre elles par une large base, il ne saurait être ici question ni d'un rudiment divisé ni de moitiés primitives du systeme nerveux central. Mais, si dans les poissons, les cellules des carènes étaient réellement séparées de celles qui sont en dessous par une fissure, et qu'il y eût ainsi dans l'embryon un rudiment particulier du systeme nerveux, ce qui n'est pas, on pourrait alors plutôt comparer ce rudiment a une gouttière à bords recourbés en haut ; mais rien n'autoriserait a l'envisager comme composé de deux moitiés.

Avant de passer à la description des différentes formes qu'affectent successivement le rudiment nerveux central, il est important de dire un mot des rapports qui existent entre la couche épidermoïdale de cellules en pavé (*g*) et le sillon. Les cellules épidermoidales recouvrent uniformément tout l'embryon, sans prendre part à la formation des carènes et du sillon, qui ne dépendent que des cellules embryonaires. Elles sont étendues sur les renflemens et les dépressions et les suivent aussi longtemps que leur relief n'est pas trop inégal ; mais dès que les carenes deviennent plus saillantes et se rapprochent davantage, en rendant par la même le sillon plus profond et plus étroit, la couche épidermoidale se détache du fond du sillon et ne forme plus qu'un toit au dessus de lui, sous lequel les carenes tendent a se rapprocher. Ce n'est donc pas la partie de la couche épidermoidale tapissant les parois du sillon, qui est saisie par les carenes qui se rapprochent et isolée du reste de la couche pour former le revêtement intérieur du canal, dans lequel le sillon se transforme, comme l'a prétendu M. Reichert : mais les cellules épidermoidales res-

tent en dehors et ne forment, apres la réunion des carenes comme avant, que le revêtement le plus extérieur, sans être compris dans l'intérieur du tube.

Nous avons quitté le sillon et les carenes, au moment où se montraient les premiers indices de la tête. Nous y avons distingué trois espaces distincts, séparés par des étranglemens : une pointe arrondie (x), que nous nommerons le *prosencéphale*, et qui correspond en partie aux hémispheres des mammiferes : un second élargissement assez considérable (y), le *mésencéphale*, représentant les corps quadrijumeaux ; un troisième élargissement bien moins large, mais assez long (z), l'*épencéphale*, qui devient le cervelet et la mœlle allongée.

Nous voyons par conséquent se manifester déjà dans les premiers rudimens du systeme nerveux central, le type de cerveau qui est particulier aux poissons et dans lequel la formation hémisphérique, si prépondérante dans les autres vertébrés, disparaît en quelque sorte au profit des corps quadrijumeaux et du cervelet, qui sont non-seulement plus considérables, mais aussi plus variés. La petitesse des hémisphères dans les poissons ne résulte donc pas d'un développement arrêté, mais elle est déjà prévue dans le rudiment du cerveau.

Le *prosencephale* (x) paraît d'abord s'élargir considérablement (figure 127); mais il se rétrécit de nouveau, à mesure que la carène qui l'entoure s'élargit en dedans et tend a le recouvrir (fig. 128). L'on remarque en même temps une division plus tranchée entre lui et le mésencéphale. D'abord, les carènes ne faisaient qu'une légère courbe, pour passer à ce dernier; mais plus elles se voutent en dedans et plus leur angle postérieur fait saillie de ce côté, sous la forme d'une pointe obtuse (fig. 128), qui s'élargit de plus en plus (fig. 129) et s'avance enfin jusqu'au milieu du mésencéphale, séparant ainsi la moitié de ce dernier des parties

latérales qui se transforment en yeux (fig. 133). Dans ce moment, le prosencéphale affecte la forme d'une pointe allongée et obtuse, qui, quoiqu'elle ne dépasse pas de beaucoup le bord antérieur du mésencéphale, n'en a pas moins augmenté en longueur, puisqu'elle est profondément séparée en arrière des deux sinus du mésencéphale.

Le *mésencéphale* est soumis à des variations notables. Il représente d'abord une cavité presque sphérique (fig. 125); mais il s'élargit simultanément avec le prosencéphale, quoique d'une manière plus sensible dans sa partie postérieure, et le tout prend alors une forme assez semblable à un fer de lance (fig. 127). En même temps que cet élargissement a lieu, l'extrémité postérieure s'étend d'une manière d'autant plus prononcée vers l'épencéphale que les carènes se rapprochent davantage sur la ligne médiane, entre la masse cérébrale médiane et la masse cérébrale postérieure. Il arrive ainsi qu'insensiblement les angles postérieurs du mésencéphale s'étendent en forme d'aile (fig. 128); en même temps que les carènes du prosencéphale commencent aussi à s'élever d'une manière plus brusque vers la ligne médiane. Néanmoins le diamètre antérieur du mésencéphale est encore moins considérable que son diamètre postérieur, et ses parties latérales sont légèrement déprimées de dehors en dedans (fig. 128). Cet état fait bientôt place à un autre. Au lieu d'être enfoncé, le bord extérieur devient au contraire convexe et présente un renflement qui trahit aussitôt sa destination, qui est de devenir le rudiment des yeux (fig. 129). Grâce à l'empiètement ci-dessus mentionné des carènes entre le prosencéphale et le mésencéphale et à la séparation de plus en plus profonde entre le mésencéphale et l'épencéphale, les sinus oculaires se détachent toujours plus et apparaissent bientôt comme une formation particulière dont le développement nous occupera dans le chapitre suivant.

L'*epencéphale*, d'abord petit et lenticulaire, s'élargit de plus en plus, mais d'une manière uniforme; ensorte, qu'en général, il maintient sa forme primitive jusqu'au moment ou les sinus des oreilles commencent à se détacher. L'accroissement, dans le sens de la longueur, cesse alors pour faire place a un accroissement dans le sens de la largeur, de maniere que le tout affecte bientôt une forme un peu oblongue, mais en général régulierement carrée (fig. 129). Cependant il arrive qu'ici, comme dans le mésencéphale, le diamètre postérieur l'emporte sur le diametre antérieur; et comme l'embryon est assez rétréci en cet endroit, on ne découvre qu'une bande renflée tres-étroite entre la cavité épencéphalique et le bord de l'embryon. Examinée de profil, cette partie se présente comme un trou rond, entouré d'un anneau plus clair; c'est le rudiment primitif de l'oreille (fig. 23, 38 et 131). Peu à peu, ce rudiment commence a se détacher comme celui de l'œil, par l'avancement des carènes vers la ligne médiane (fig. 133) (*).

(*) Pour empêcher que l'on n'interprète mal mes observations, je dois appeler ici l'attention sur quelques points de vue géneraux desquels je désire que l'on juge ma manière de voir. C'est une loi, à ce qu'il paraît, générale, de l'embryologie des Vertébrés, qu'il existe trois vessies cérébrales primitives que nous avons appelées prosencéphale, mésencéphale et épencéphale, d'après les dénominations allemandes de M. Baer, et qui donnent chacune lieu à l'un des organes des sens, réunis dans la tête: la première au nez, la seconde aux yeux, et la troisième aux oreilles. Chacune de ces vessies cérébrales primitives peut se diviser en plusieurs parties, et c'est ce qui détermine les différences si considérables qui existent dans la structure cérébrale des différens types de vertébrés: tantôt c'est l'une, tantôt l'autre des vessies, ou même telle ou telle de leurs parties qui se développent d'une manière prépondérante et donnent lieu à des formations compliquées, tandis que les autres sont plus négligées. Ce développement prépondérant de l'une ou de l'autre partie du cerveau semble déjà se manifester de très-bonne heure dans les embryons des vertébrés et détruire ainsi par des formations secondaires variées, la simplicité du plan primitif qui est sans doute le même dans tous les vertébrés, en le soustrayant aux regards de l'observateur. De là aussi les interprétations si variées et si contradictoires que l'on a

Telles sont les phases de développement que nous sommes parvenu à observer en durcissant l'œuf artificiellement. Pour connaitre la nature et le rôle des carenes ou des renflemens solides qui entourent les espaces remplis de liquide, il est indispensable d'observer l'embryon a l'état vivant; car on ne saurait sans cela bien apprécier leur rapport réciproque. Les parties qui recouvrent les cavités et les sillons sont les plus difficiles a bien observer par ce procédé; car, ou bien elles sont trop délicates et par conséquent ne s'aperçoivent pas suffisamment, alors même qu'elles sont durcies, ou bien elles deviennent trop opaques lorsqu'elles sont plus avancées et cachent ainsi à l'œil les cavités inférieures.

L'élargissement des espaces cérébraux contraste dans l'origine, d'une maniere frappante, avec cette tendance de centralisation autour d'un axe longitudinal, qui ne cesse pas de se manifester dans l'embryon. Tandis que ce dernier s'arrondit latéralement et se rétrécit à sa base (fig. 23) en se détachant du vitellus, les élargissemens latéraux du mésencéphale ne se maintiennent pas au même niveau, mais s'abaissent de chaque côté; ensorte que ces élargissemens, qui sont les rudimens des yeux, apparaissent comme deux renflemens de forme ovale, séparés au milieu par une fissure (fig. 23 et 24). En avant de ces renflemens s'éleve, comme une petite pointe, le prosencéphale, entouré de ses carenes (fig. 24); et au dessus, occupant le

données aux espaces cérébraux des embryons. Dans la Palée, le plan primitif se maintient assez long-temps dans son intégrité pour qu'on ne puisse pas s'y tromper, bien que le prosencéphale reste considérablement en arrière, et que les deux autres acquièrent une prépondérance marquée, le mésencéphale par le développement et l'intercalation des diverses parties des corps quadrijumeaux, et l'épencéphale par la formation du cervelet, si considérable chez les poissons. Mais ces modifications du plan primitif, si caracteristiques soit pour l'espèce, soit pour la classe, ne sauraient cependant changer l'interprétation que nous avons donnée de ces diverses parties.

haut de la tête, s'élève la carène médiane qui sépare les rudimens des yeux du mésencéphale proprement dit. Les carènes ou renflemens qui entourent l'épencéphale, ne sont pas plus saillantes que les carènes dorsales qui forment le sillon; aussi se confondent-elles avec ces dernières dans les figures de profil (fig. 24).

Plus les rudimens des yeux se détachent, soit par l'empiètement des carènes antérieure et postérieure, soit par l'élévation de la masse cellulaire du fond, qui fait que peu à peu ils prennent l'apparence de deux lobes placés sur les deux côtés de la tête (fig. 26), plus le mésencéphale se détache sous la forme d'un dos saillant, parce que les carènes qui le bordent et le séparent du rudiment des yeux, se rapprochent en se gonflant sur la ligne médiane (fig. 26 et 28). Les prolongemens des carènes latérales qui séparent le mésencéphale de l'épencéphale se distinguent par leur hauteur comme par leur apparence massive; ils deviennent ainsi le point le plus marquant du système cérébral: d'autant plus qu'ils se développent, ainsi que nous le verrons plus tard, au dessus du centre de la courbure céphalique.

Prosencéphale (*x*). Malgré sa forme simple, le développement de cette partie du cerveau est beaucoup plus difficile à poursuivre dans les poissons que le développement des autres parties cérébrales, par la raison que l'organe des sens qui en dépend, le nez, est beaucoup plus en rapport avec le système dermique, et parce qu'il paraît, en effet, que le rudiment des nerfs olfactifs ne se détache que fort tard et insensiblement des tissus environnans. L'organe olfactif est en effet intimement uni au système dermique; son rudiment principal ne se détache pas de la partie cérébrale correspondante, comme c'est le cas de l'oreille et de l'œil; mais ce n'est qu'après que l'organe olfactif s'est formé aux dépens du système dermique, que la partie corres-

pondante du cerveau vient en quelque sorte à sa rencontre et complète ainsi, par sa réunion avec la formation du système dermique, l'organe olfactif.

Nous avons poursuivi le prosencéphale avec les carènes qui entourent sa cavité intérieure jusqu'au moment où il commençait à se détacher du mésencéphale par suite de l'empiètement de ces mêmes carènes vers la ligne médiane (fig. 129, 133). Par l'effet de cet empiètement, comme aussi par le développement démesuré des yeux qui en gênent le développement des deux côtés, le prosencéphale affecte une forme étroite et lancéolée qui s'avance comme une pointe entre les deux yeux (fig. 28, 30, 129, 133). Les carènes latérales qui le bordent ne s'élèvent que faiblement au dessus du bord supérieur des yeux, et se ferment en ne laissant qu'une petite cavité médiane; aussi, en examinant l'embryon en face, voit-on très-bien cette cavité passer sans interruption à la cavité du mésencéphale, qui est plus vaste (fig. 33). Mais ce que le prosencéphale perd en largeur, il le gagne en longueur, car il s'avance considérablement du côté antérieur et inférieur, à mesure que la tête se développe. La courbure céphalique, dont nous parlerons plus tard, acquiert en même temps une prépondérance de plus en plus marquée.

Tandis que des deux côtés la masse solide du prosencéphale se prolonge en avant et se voûte près de la ligne médiane pour s'y rencontrer, on voit apparaître, sur la limite entre le prosencéphale et le mesencéphale, immédiatement au dessus de la dépression transversale qui sépare ces deux parties, un nouvel organe qui, à vrai dire, n'appartient pas à la masse cérébrale proprement dite, mais qui cependant lui est si intimement uni, qu'on ne saurait le passer sous silence en traitant de cette dernière; je veux parler de l'organe que l'on a appelé *la glande pinéale* des poissons (ξ). C'est un renflement opaque de cellules assez

grandes et fort semblables aux cellules du feuillet muqueux que nous décrirons plus tard, et dont se forment les intestins. Ces cellules sont remplies d'un contenu granuleux, et comme elles sont agglomérées sur un point, elles s'aperçoivent facilement sous un faible grossissement, surtout lorsqu'on place l'embryon de profil (ξ, fig. 49, 56, 58). Cette agglomération de cellules est située exactement sur la ligne en croix formée par la fente longitudinale des organes cérébraux et le sillon qui sépare le prosencéphale du mésencéphale. On peut par conséquent l'envisager à bon droit comme indiquant l'endroit de cette séparation. Je n'ai pas remarqué d'autres modifications de cet organe dans tout le cours du développement, si ce n'est qu'il augmente de volume avec l'accroissement de l'embryon, et que les cellules cartilagineuses de l'enveloppe cranienne l'entourent de plus en plus, jusqu'a ce qu'elles le soustraient entièrement a l'observation. Cette glande singuliere m'a toujours présenté, dans tous les embryons que j'ai examinés, les mêmes cellules opaques, remplies d'une substance granuleuse.

Un peu avant l'apparition de la glande pinéale, on remarque, à la face inférieure de la tête, deux légers enfoncemens de la peau, premier rudiment des cavités nasales, et l'on dirait que le prosencéphale s'allonge pour les rencontrer. A l'intérieur, les carenes du prosencéphale sont fermées en voûte et paraissent séparées en deux moitiés par un profond sillon sur la ligne médiane ; plus ces deux moitiés se rapprochent des cavités nasales, situées sur les flancs de la face intérieure du corps, et plus elles semblent diverger. Il est a remarquer que leur plus grand developpement n'est pas la où l'on remarque plus tard les hémisphères qui, comme on sait, sont petits chez les poissons ; mais, au contraire, près de l'extrémité qui regarde les cavités nasales et qui est elle-même enflée en forme de massue. Il est probable que ces prolongemens clavellés, que l'on remarque

surtout bien de profil (fig. 137, 140), sont creux, comme dans les autres vertébrés; mais leur petitesse m'a empêché d'en acquérir la certitude (fig. 42). Ils sont vus moins distincts d'en haut ou d'avant, car ici, leur courbure autour de l'extrémité de la tête, ainsi que les parties diverses, qui sont situées dessous et en arrière causent de fréquentes illusions d'optique.

Bientôt cependant ces renflemens clavellés atteignent le fond des cavités nasales et entrent en rapport plus direct avec elles; ils se gonflent, s'étendent, à ce qu'il paraît, en forme d'éventail, autour de leur base et s'allongent de plus en plus, à mesure que les cavités nasales se rapprochent de l'extrémité céphalique, jusqu'à ce que, arrivés à la face supérieure de la tête, qui est leur place définitive dans le poisson adulte, ils y forment deux cylindres droits qui sont les *nerfs olfactifs*. Mais ils n'acquièrent cette forme droite qu'après l'éclosion de l'embryon; avant cette époque, les cavités nasales occupent encore la face inférieure ou l'extrémité de la tête.

Je n'ai pu observer de quelle manière le nerf olfactif se comporte pour envoyer ses nombreuses ramifications dans la membrane muqueuse des cavités nasales.

Mésencéphale (*y*). Nous avons poursuivi plus haut cette partie du cerveau jusqu'au moment où les rudimens latéraux des yeux s'en détachent d'une manière sensible, bien qu'il existe encore une ouverture spacieuse qui communique entre les cavités des deux parties. Nous poursuivrons le développement des yeux en traitant de l'organe de la vue, et nous n'aurons à nous occuper ici que du mésencéphale proprement dit, situé entre les deux sinus oculaires. Cette partie se divise de nouveau, dans le cours de la vie embryonique, en deux parties emboîtées l'une dans l'autre, mais cependant très-faciles à séparer, la *voûte*, de laquelle se forme la partie supérieure des soi-disant hémisphères des poissons, savoir le fornix, le

corps calleux, et peut-être les collicules optiques et les lobes inférieurs; et les *quadrijumeaux*, dont se développent ces corps singuliers situés dans la cavité des mésencéphales des poissons adultes. Il est probable, d'après les observations de Rathke sur la couleuvre à collier, que l'hypophyse ou glande pituitaire se forme d'une autre manière que les autres parties du cerveau, tandis que l'entonnoir appartient probablement encore à la masse cérébrale proprement dite du mésencéphale.

La *voûte* du mésencéphale représente, dans le poisson adulte, une vessie fermée presque de toutes parts, mais marquée au milieu d'une incision profonde. La cavité est en grande partie remplie en dessous et en arrière par les lobes quadrijumeaux et oculaires, ensorte qu'il ne reste qu'un petit espace libre, qui communique avec les autres ventricules du cerveau, en passant sous les quadrijumeaux.

Le développement embryonique de cette partie suit, d'une manière frappante, le type général, que nous avons déjà reconnu dans la formation du prosencéphale: les masses solides, formées de cellules qui naissent du liquide qui remplit les cavités, s'agglomèrent et croissent à partir de la base, le long des parois pour se rencontrer sur la ligne médiane et s'y joindre au moyen de commissures. Les cavités qui résultent de ce mode de formation se remplissent peu à peu de cellules solides, qui surgissent du fond ou des flancs.

Dès que les sinus oculaires sont complètement séparés du mésencéphale, ce dernier affecte une forme allongée et étroite qui cependant s'élargit considérablement en arrière, où il est séparé de l'épencéphale par les angles saillans des carènes latérales, tout en communiquant avec lui au moyen d'une ouverture assez considérable. Les carènes qui bordent le mésencéphale ne font qu'une légère saillie au dessus de cette dernière, dans le voisinage des yeux, surtout lorsqu'on examine

l'embryon de profil (fig. 31 et 136). Elles s'élèvent d'une manière plus sensible en arrière, et sont séparés des carènes de l'épencéphale par un profond sillon transversal placé juste au dessus de la plus grande élévation de la courbure céphalique (fig. 136, 137, 31). Au dessus de ces carènes s'élève, sous la forme d'une couche membraneuse cellulaire, l'enveloppe crânienne, qui ferme la fente médiane (Cette dernière existe encore parce que les carènes latérales n'ont pas encore complété leur voûte sur le milieu). On voit très-bien d'en haut et par la face antérieure, que les carènes se rencontrent sur la ligne médiane, dans l'espace entre les yeux, tandis qu'à la partie postérieure du mésencéphale, ils divergent beaucoup plus, pour se recourber de nouveau vers la ligne médiane en formant ainsi la séparation entre le mésencéphale et l'épencéphale (fig. 32). Les parties des carènes qui forment la voûte sont beaucoup plus minces que les parties latérales partant de la base du cerveau ; aussi disparaissent-elles à peu près complètement au contact des acides, ce qui fait que l'espace non encore recouvert par la voûte paraît toujours beaucoup plus grand par ce procédé qu'il ne l'est en réalité.

Les deux voûtes latérales opposées ne tardent cependant pas à se rencontrer sur la ligne médiane où elles se confondent. Elles déterminent en même temps une saillie de plus en plus forte au dessus des yeux ; et, au lieu de se dégrader obliquement en avant, comme auparavant, elles prennent une forme de plus en plus arrondie ; la partie supérieure s'épaissit, et c'est sans doute en s'épaississant ainsi qu'elles donnent lieu aux parties, que M. Gottsche (*), dans son travail sur le cerveau des poissons osseux, a nommées fornix et corps calleux.

(*) Archiv für Anatomie und Physiologie von J. Müller. Année 1835, p. 244 et 445.

Cet épaississement de la partie supérieure de la voûte qui accompagne le sillon longitudinal est facile à voir sous un faible grossissement, mais seulement de profil et dans sa partie supérieure; tandis que les parois latérales ne s'aperçoivent pas dans cette position à cause de leur minceur (fig. 34, 36, 38, 136, 137); l'on dirait qu'une bande naissant derrière les angles des carenes qui séparent le mésencéphale de l'épencéphale, suit la voûte supérieure du crâne d'arrière en avant, et que cette bande ne se déploie que plus tard vers le bas pour se réunir a la base du mésencéphale et en former ainsi les parois latérales. Cette illusion ne peut être évitée qu'autant que l'on fait usage de forts grossissemens. La cavité intérieure est restée pendant ce temps a peu pres la même, c'est-a-dire qu'elle est étroite entre les yeux et largement semi-circulaire en arriere; sa forme n'est modifiée que plus tard par l'accroissement des quadrijumeaux.

Je ne possede pas d'observations exactes sur les masses solides qui forment la base du mésencéphale et qui représentent les *lobes inferieurs*, l'*entonnoir* et l'*hypophyse* ou glande pituitaire du poisson adulte. Leur position cachée derriere les yeux opaques et au milieu des cartilages du crâne m'a toujours empêché d'en poursuivre le développement. Il s'est cependant élevé dans ces derniers temps une controverse relativement à la formation de l'hypophyse; je n'en étais des-lors que plus impatient de me procurer des renseignemens positifs a cet égard; mais tous les moyens que j'ai mis en œuvre, tel que le durcissement par les acides, les coupes longitudinales et transversales, l'ablation des yeux, etc., ont échoué devant la petitesse et la mollesse de mes embryons. Voici comment Rathke se représente le développement de la glande pituitaire (*): il se

(*) Entwicklungsgeschichte der Natter; page 81. — Archiv für Anatomie und Physiologie, von Muller. Année 1838. Page 482.

forme dans le toit de la cavité buccale un prolongement cécal de la muqueuse dirigé en haut vers le cerveau, prolongement qui traverse la base du crâne et est muni d'une large ouverture venant aboutir dans la cavité buccale. Cette ouverture se ferme petit à petit jusqu'à ce que le cul de sac soit complètement séparé de la muqueuse de la bouche ; il se confond alors avec l'entonnoir cérébral descendu de la base du mésencéphale et forme, de concert avec lui, l'hypophyse. Les anses latérales de la base du crâne (voir chap. 7) s'écartent dans le voisinage de l'entonnoir pour donner passage à ce cul de sac de la muqueuse. Reichert (*) pense au contraire que la glande pituitaire se forme de l'extrémité antérieure de la corde dorsale qui, après s'être séparée par suite de l'ossification annulaire de la seconde vertèbre crânienne, deviendrait l'hypophyse. Il rejette en conséquence complètement la marche du développement tel que Rathke l'a observé.

Bien que je ne possède pas d'observations précises qui m'autorisent à prononcer entre les deux antagonistes, je puis cependant affirmer qu'une transformation et une séparation de l'extrémité de la corde dorsale, telle que Reichert nous la représente, n'ont pas lieu dans la Palée. En revanche, il est parfaitement vrai que les deux anses latérales de la base du crâne, s'écartent considérablement à l'endroit de l'entonnoir cérébral, laissant entre elles un espace circulaire vide, espace que j'ai toujours trouvé revêtu de la membrane buccale, mais dans lequel j'ai cru remarquer une fois l'hypophyse détachée, sous la forme d'un petit corps globuleux. Si je n'ai pas pu suivre les phases du développement du cul de sac muqueux et de sa transformation, telles que Rathke ne les a pas seulement décrites, mais aussi figurées (**), je suis cependant tout-à-fait porté,

(*) Das Entwicklungsleben im Wirbelthierreich. Pag. 32.

(**) Entwicklungsgeschichte der Natter. Pl. 7, fig. 7.

d'après les observations ci-dessus, à me ranger à son avis. Les cellules de la corde dorsale ont d'ailleurs une forme si particulière que je ne pense pas que j'eusse pu les méconnaître, s'il s'en était détaché une partie pour subir une transformation telle que l'exigerait le développement de l'hypophyse.

Les *quadrijumeaux* s'élèvent, ainsi que nous l'avons dit plus haut, des parois intérieures de la cavité du mésencéphale en arrière et en bas et la remplissent insensiblement de leur masse solide. L'organe des quadrijumeaux n'existe pas encore, que déjà la voûte est près de se fermer en haut, affectant une forme à peu près semblable à celle que présenterait le pouce opposé à l'index, forme qui est très-distincte, grâce à la transparence des parois latérales et aux contours très-accusés du fond et de la voûte. Bientôt cependant, les quadrijumeaux se montrent sous la forme d'un petit renflement sur la paroi postérieure qui fait saillie en dedans (fig. 46, 56 et 58). En même temps s'élève un second renflement de la base du mésencéphale, et, comme toute la base du cerveau est maintenant beaucoup plus distincte qu'auparavant, on dirait qu'elle s'est élevée au dessus des yeux. A mesure que le tubercule, qui s'élève des parois postérieures empiète sur l'avant et que la voûte, d'abord allongée, s'arrondit, l'espace intérieur se remplit à peu près complètement; l'espace étroit et diversement contourné qui, dans le poisson adulte, occupe le mésencéphale et communique avec le ventricule de l'épencéphale en passant sous la base du cervelet, reste seul vide. Le renflement du fond s'élève bien moins sensiblement et il semble même qu'il dégénère en quelque sorte, car il n'en reste qu'une faible partie sur le fond du ventricule mésencéphalique; peut-être est-ce cette partie qui forme ce que l'on a appelé dans les poissons les *collicules ophthalmiques*. Les nombreuses dentelures dont les quadrijumeaux sont affectés à leur face supérieure chez la Palée adulte ne se

forment à ce qu'il paraît que longtemps après l'éclosion de l'embryon. De même aussi il paraît que ce n'est qu'après cette époque que le sillon profond qui sépare le mésencéphale du cervelet et qui, dans le poisson adulte, se prolonge d'arrière en avant jusqu'à l'extrémité des quadrijumeaux, acquiert son développement; car pendant l'époque embryonique, je ne l'ai jamais vu autrement que transversal, derrière le cervelet et non pas se prolongeant en avant.

Epencephale (z). Cette dernière section du cerveau se laisse diviser, comme la précédente, en deux parties, l'une comprenant les parties qui composent le cervelet et l'autre le véritable épencéphale, de la partie postérieure duquel se détachent les rudimens des oreilles. Il y a entre l'épencéphale et le mésencéphale une sorte d'opposition, en ce sens que, tandis que c'est la partie postérieure de l'épencéphale qui se détache pour former les oreilles, l'œil se forme plutôt de la partie antérieure du mésencéphale; dans le premier cas, la masse cérébrale croît d'avant en arrière, dans le second, d'arrière en avant. Une différence essentielle consiste cependant dans l'absence de voûte sur la cavité de l'épencéphale; on n'en remarque des rudimens qu'à l'endroit où le cervelet prend naissance.

Cervelet. Dès que les vessies auditives sont complètement détachées du cerveau, on voit s'élever presque immédiatement après et avec une rapidité étonnante, les carènes qui séparent la cavité du mésencéphale de celle de l'épencéphale; en même temps, l'on voit un sillon transversal les entamer de haut en bas et les séparer de plus en plus (fig. 34, 38, 42). Au delà, les carènes sont bien moins saillantes, et les deux saillies latérales ont l'air de deux piliers verruqueux qui, s'élevant sur les parois de la fente dorsale, ne sont recouverts que par les enveloppes transparentes du crâne et forment une courbe légère vers la ligne médiane, pour se réunir en voûte sur le

canal intermédiaire entre le quatrième ventricule et la cavité du mésencéphale qui, à cette époque, est encore largement bâillante en haut (fig. 32). Bientôt la fissure qui séparait les extrémités courbées de ces piliers, disparaît. Les deux moitiés latérales se rencontrent sur la ligne médiane, où elles se confondent en formant une commissure d'abord étroite (fig. 39, 51 z), mais qui s'élargit à mesure que le développement s'avance et se consolide de plus en plus et de tous côtés par l'adjonction de nouvelles cellules (fig. 55, 60), réduisant peu a peu la communication des deux cavités à un étroit canal, tel que nous le trouvons chez le poisson adulte. Cette commissure voûtée se distingue d'une maniere frappante de toutes les autres parties du cerveau par sa blancheur qui contraste fortement avec la teinte grisâtre des autres parties de l'embryon, surtout lorsqu'on l'examine d'en haut (fig. 55, 60, z).

Pendant longtemps on n'observe d'autres changemens dans cette commissure, si ce n'est qu'elle augmente dans toutes les dimensions. Vers la fin de la vie embryonique, elle ne se recourbe pas seulement en arrière (fig. 140, 155) ; mais l'on voit encore les piliers latéraux s'épaissir et s'enfler en arrière; ce qui fait que, lorsqu'on examine l'embryon d'en haut, on dirait que le cervelet est composé de trois lobes, de deux latéraux et d'un moyen (fig. 55) ; mais, en réalité, cette apparence n'est dûe qu'à l'épaississement des piliers latéraux et à la saillie de la commissure moyenne. Cette même forme se retrouve chez l'adulte dans le prolongement en forme de calotte du cervelet qui s'étend sur la fosse deltoïde et dans les cordons latéraux de la moëlle allongée, qui, comme on sait, sont assez épais.

L'épencéphale proprement dit ne subit que de très-faibles modifications. Les carenes latérales ne se réunissent jamais en un arc complet sur la ligne médiane, puisque le quatrieme ventricule reste à découvert, quoique, à l'état adulte, il soit

réduit à une fente assez peu considérable par l'effet du renflement latéral des carènes qui se sont transformées en cordons latéraux de la moëlle. Mais on n'en remarque pas moins au commencement quelque chose de frappant dans ces carenes latérales de la moëlle allongée : au moment ou les nageoires pectorales commencent à faire saillie, il se forme sur les carenes médullaires plusieurs petits renflemens tuberculeux, ordinairement trois ou quatre de chaque côté (z fig. 31, 32, 34); mais ils disparaissent bientôt et la surface des carènes latérales de l'épencéphale est aussi lisse apres qu'avant. Ce fait est remarquable en ce que chez quelques poissons qui ont les pectorales tres-développées, comme par exemple chez les Trigles, ces renflemens tuberculeux persistent pendant toute la vie.

Quant a la *moëlle épinere*, je n'ai pas pu en faire l'objet d'observations spéciales. Il est à présumer que son développement s'opère de la même maniere que chez les autres vertébrés, c'est-a-dire que les carènes se rapprochent de plus en plus sur la ligne médiane et finissent par fermer completement le sillon dorsal. Je me suis assuré par des coupes d'embryons plus âgés (fig. 92 à 98) que la fente supérieure, qui est le reste du sillon dorsal, pénetre encore à une grande profondeur dans la moëlle épinière et est même assez large.

Le développement du tissu de la substance cérébrale ellemême présente le plus de difficultés a l'observation. Ainsi que nous l'avons dit plus haut, le germe du système nerveux cérébral est formé des mêmes petites cellules granulaires qui composent l'embryon entier. Quand, plus tard, les parois du crâne et les revêtemens extérieurs acquierent un tissu cellulaire propre, les formes des cellules primitives semblent peu se modifier dans la substance cérébrale, et ce n'est que par aggrégation ainsi que par la formation de nouvelles cellules au milieu du liquide qui remplit les espaces cérébraux, que la vie semble se mani-

fester dans cet organe. Je n'ai jamais observé la moindre trace de fibres dans la substance cérébrale avant les dernieres périodes de la vie embryonique : il n'y avait que des cellules agglomérées dont le noyau augmentait de dimension et devenait toujours plus distinct a mesure que les cellules étaient plus extérieures. Dans le liquide renfermé par la masse celluleuse, flottaient des cellules semblables ; mais elles étaient plus petites, plus transparentes et avaient des noyaux moins distincts. C'étaient sans doute de jeunes cellules se formant dans le liquide pour augmenter la masse cérébrale en se fixant a la paroi interne de l'agglomération déjà existante.

CHAPITRE VI.

DÉVELOPPEMENT DES ORGANES DES SENS

1° DE L'OEIL.

Le développement des organes des sens en général et celui de l'œil en particulier sont encore entourés de bien des ténebres. Le peu de solidité de leurs élémens, la finesse des différens tissus qui les composent, bref toutes les circonstances qui en rendent l'anatomie si difficile dans l'animal adulte, se réunissent à un degré bien plus haut, dès qu'il s'agit de poursuivre leur développement. Cependant, dans la Palée que nous étudions, la grande transparence du corps en général a contribué de son côté a éclaircir plusieurs points obscurs des premieres époques du développement embryonique ; plus tard, le développement excessif du piment noir ne m'a pas permis de voir ce qui se passait dans l'intérieur de l'œil et la petitesse des embryons m'a empêché de faire des coupes et d'autres dissections.

Nous avons quitté les *sinus oculaires* au moment où ils formaient, de chaque côté du mésencéphale, deux élargissemens latéraux (fig. 23, 129). Vus de côté, ils se présentent sous la forme de deux grandes saillies ovales, dont le plus

grand diamètre est dans le plan de l'axe du corps (fig 24). La couche épidermoïdale s'étend encore par dessus les contours de ces sinus, en recouvrant d'en haut leur ouverture qui n'est qu'une continuation latérale de la fente longitudinale de tout le cerveau et du mésencéphale en particulier. Les premiers germes de l'œil représentent par conséquent deux élargissemens latéraux ouverts en haut et communiquant par une gouttiere avec le mésencéphale qui est également ouvert en haut (fig. 127, 128, 129, 133). Le fond du sinus oculaire et de la gouttière est formé de petites cellules embryonaires, les mêmes qui forment le germe du système nerveux central. Je dois surtout insister sur ces deux points, la séparation primitive des deux sinus oculaires et la forme en gouttiere, parce que, d'après les recherches de Huschke (*) sur l'embryon de la poule, l'on est en général disposé à admettre l'unité primitive des deux sinus oculaires, qui formeraient une vessie située au dessous du mésencéphale, entre celui-ci et le vitellus, et dont la séparation s'opèrerait dans toutes les classes des vertébrés, au moyen d'un sillon empiétant de bas en haut. Je ne saurais avoir la prétention d'exprimer une opinion quelconque sur les animaux vertébrés supérieurs, mais dans les poissons au moins, je puis affirmer que les sinus oculaires sont situés dès l'origine sur les côtés de la tête et profondément séparés par la cavité même du mésencéphale. Il est vrai qu'ils ne sont pas dans le même plan horizontal que le mésencéphale; ils se courbent latéralement vers le vitellus, par suite du peu de largeur de la base de l'embryon; mais cette courbure n'est pas encore une réunion à la face inférieure du mésencéphale.

Il se peut que chez les oiseaux, cette courbe des sinus ocu-

(*) De pectinis in oculo avium potestate. Jenae 1827. — Archives de Meckel. Année 1832. Pag. 5 et suiv.

laires se développe jusqu'à confondre les rudimens oculaires en un seul, qui devrait être situé au dessous de la base du mésencéphale; mais chez les poissons la courbe n'est que rudimentaire, et c'est peut-être aussi la cause pourquoi la cyclopie est beaucoup plus fréquente chez les vertébrés supérieurs que chez les poissons. J'ai examiné des centaines d'embryons de Palée, parmi lesquels se trouvaient de nombreuses monstruosités, entre autres des inflexions de la colonne vertébrale et même des difformités du cerveau; mais jamais je n'ai rencontré un exemple de cyclopie, quelque peine que je me sois donnée à cet effet, tandis que parmi les embryons de poules et de mammifères, on rencontre fréquemment des cyclopes sinon tout-à-fait développés au moins imparfaits.

Après que l'œil s'est circonscrit comme tel, les agglomérations latérales de cellules qui limitent sa gouttière du côté du cerveau convergent de toutes parts vers le haut pour se former en voûte et transformer la gouttière en une vessie close. La couche épidermoïdale qui revêt l'intérieur de la cavité se détache de son fond et est soulevée par l'accroissement des cellules de la même manière que dans le cerveau, de sorte que l'œil présente en peu de temps une vessie complète, remplie de liquide. Cette vessie est entourée d'une substance cellulaire assez solide, qui est elle-même revêtue d'une membrane très-mince de cellules épidermoïdales en pavé (fig. 130). Les vessies oculaires communiquent avec le cerveau au moyen d'une tige épaisse et très-creuse. Leur forme, vue de profil, est presque circulaire, et leurs flancs passent aux masses embryonaires environnantes, sans être circonscrites d'une manière bien précise; vues d'en haut, elles paraissent plus longues que larges et un peu aplaties en dehors. Au dessus de leur bord supérieur s'élèvent les carènes latérales du mésencéphale et en avant le prosencéphale qui est courbé en bas (fig. 30, 31, 32). Les

cellules épidermoïdales en pavé qui recouvrent les vessies oculaires s'étendent uniformément sur toute leur surface et ne paraissent diminuer de grandeur que vers le haut. Le bord inférieur de ces vessies se confond avec la base même de l'embryon et ne montre pas la moindre trace d'une excavation ni d'une fente, qui cependant devrait exister, si la fente choroïdale était déterminée par la configuration primitive de l'œil. Nous verrons par la suite que cette fente n'est autre chose que le résultat du développement de la choroïde, car dans la Palée au moins, elle ne se montre que fort tard, longtemps après l'apparition de l'œil. Peut-être faut-il attribuer à des différences dans la configuration et la position du rudiment oculaire chez les vertébrés supérieurs le fait que, chez ces animaux, la fissure choroïdale existe déjà dès la première apparition du rudiment oculaire.

Les agglomérations de cellules qui constituent les parois des vessies creuses des yeux ne sauraient être envisagées comme les représentans de l'un ou l'autre tissu de l'œil parfait, comme l'ont prétendu quelques auteurs qui y ont surtout vu le germe de la rétine. Les cellules dont ces agglomérations se composent sont les mêmes que celles du reste du corps, et il ne dépend que de leur position et du caractère vital qui est imprimé à chaque cellule, lesquelles formeront tel ou tel tissu élémentaire, car elles fournissent, à l'exception du cristallin et de la conjonctive, tous les autres tissus constitutifs de l'œil aussi bien que les diverses enveloppes, tels que les membranes extérieures, la choroïde, l'iris, le corps vitré, la rétine et peut-être aussi l'orbite avec ses muscles et son tissu graisseux.

Les rapports du système dermoïdal avec l'organe de la vue sont des plus remarquables chez les poissons. Il existe même à cet égard une gradation très-frappante entre les divers organes des sens, qui, chez les poissons, restent plus fidèles à leurs vocations primitives, tandis que chez les animaux su-

périeurs, les sens entrent en corrélation avec d'autres organes et prennent des fonctions qui leur étaient étrangères dans l'origine ; c'est ainsi que, dans les vertébrés supérieurs, l'odorat se marie intimément avec la respiration, et l'oreille entre en rapport intime avec la cavité buccale. Chez les poissons, au contraire, chaque organe des sens est isolé, et c'est pourquoi les rapports variés de ces sens avec le système dermoïdal sont particulièrement frappans chez eux. L'oreille est de tous les organes le plus indépendant, car, a aucune époque de la vie embryonaire, elle n'est en rapport avec le système dermoïdal. En revanche, le sens de l'odorat se forme presque exclusivement de ce système ; dans l'origine, il lui appartient exclusivement, et ce n'est que plus tard qu'il entre en rapport avec le système nerveux. Entre les deux extrêmes est placé l'œil : dérivés dans l'origine du système nerveux, ses tissus se combinent bientôt avec le système dermoïdal, et s'enchevêtrent a tel point avec lui qu'il est difficile de distinguer, dans l'animal adulte, ce qui doit être attribué au premier rudiment fourni par le système nerveux et ce qui est dû à l'adjonction du système dermoïdal.

Cette participation du système dermoïdal a la formation de l'œil ne se fait pas attendre longtemps. Il se forme au milieu du sinus oculaire, une fossette peu profonde, qui semble le résultat d'une pression extérieure (t) (fig. 130) et qui est recouverte des mêmes cellules en pavé de la couche épidermoïdale qui tapisse uniformément son fond (fig. 130). Peu-à-peu, cette fossette se rétrécit et devient plus profonde (fig. 132 d'avant, fig. 133 d'en haut) et bientôt ce n'est plus qu'une bourse dont l'ouverture devient toujours plus étroite (fig. 38). Après quelques jours, les cellules épidermoïdales se sont de nouveau refermées sur ce sac, et il est impossible de découvrir aucune trace de l'ouverture précédente.

De cette modification, que déjà Huschke (*) a observée chez le poulet, résulte une vessie globuleuse parfaitement transparente, adjacente à la membrane épidermoïdale et occupant le milieu de la vessie oculaire, bref *le cristallin* (π). D'abord très-mou, voire même liquide et composé seulement d'une mince couche de cellules en pavé, il se consolide très-vite et apparaît alors sous la forme d'une boule solide composée de grandes cellules épidermoïdales transparentes et tendant à s'enfoncer de plus en plus dans l'intérieur de la cavité de l'œil.

Il paraît, d'après Huschke, qu'il est fort difficile d'observer cette métamorphose chez le poulet, attendu qu'elle s'opère en très-peu de temps ; à l'exception de M. Ammon (**), aucun observateur n'avait vérifié jusqu'ici la théorie de ce naturaliste, et des anatomistes du premier rang, tels que M. Valentin, avaient vainement cherché à s'édifier sur ce sujet par l'autopsie chez le poulet.

Dans la Palée, il s'écoule deux à trois jours depuis l'origine jusqu'à la fermeture de la bourse, et la présence de grandes cellules épidermoïdales dans son voisinage rend l'enfoncement et la formation du cul-de-sac si évidens que même des personnes étrangères à l'embryologie, auxquelles je fis voir mon embryon sous un fort grossissement, s'étonnèrent de ce grand trou dans l'œil. Je me suis appliqué à suivre avec d'autant plus de soin toutes les phases de cette transformation, que j'étais sûr d'avance d'en retirer d'utiles enseignemens sur le développement des organes formées par involution en général ; aussi puis-je maintenant confirmer avec une entière certitude les données de Huschke ; j'ai même trouvé une concordance si frappante entre les observations de cet auteur sur le poulet et les miennes sur

(*) Archives de Meckel. Année 1832. Page 3 et suiv.

(**) Zeitschrift fur Ophthalmologie, tom. III, 1833. Page 341 et suiv.

la Palée, que j'aurais pu transcrire littéralement une partie de sa description, sans craindre de me mettre en contradiction avec mes propres recherches.

A peine le cul-de-sac du cristallin est-il fermé que d'importantes modifications se manifestent dans l'intérieur de l'œil indépendamment du système dermoïdal. Le système tégumentaire de la choroïde commence par s'isoler de la masse nerveuse proprement dite qui est la rétine. La fente de l'œil (le *colobome de l'iris* (δ)) se développe. Il est très-facile de s'assurer au changement particulier que subissent à cette époque les cellules épidermoïdales, dans le voisinage des yeux (voy. chap. 8), que le système dermoïdal ne prend aucune part au développement de la choroïde, puisqu'on voit ses cellules se maintenir au dessus de celles de la choroïde.

Mais si le système dermoïdal ne participe pas à la formation de la choroïde, l'apparition du *corps vitré* semble, en revanche, être intimément liée à celle de la choroïde, quoique je n'aie pu m'assurer exactement de quelle manière.

Souvent l'on reconnaît encore l'ouverture du cul-de-sac du cristallin, sous la forme d'un petit trou au milieu de l'œil (fig. 38), que déjà la paroi externe qui entoure le globe oculaire commence à se séparer en deux parties distinctes (fig. 136). Vers le bas, cette séparation n'est nullement tranchée, et le contour de l'œil lui-même disparaît en quelque sorte dans la masse cellulaire environnante. Vers le haut, l'œil est fort bien limité du côté du cerveau, et l'on voit, à quelque distance de la limite extérieure, une seconde ligne semi-circulaire entourer le cristallin et se confondre de nouveau avec le contour extérieur, à peu près à la hauteur du diamètre horizontal de ce dernier (fig. 136 β, α) (*).

(*) Par erreur, la ligne β est ici conduite trop loin jusqu'au cristallin : elle devrait s'arrêter devant.

Du point de réunion part une ligne de démarcation qui, touchant presque le cristallin, rencontre la ligne opposée au dessus de ce dernier, et forme avec elle une ogive (fig. 136, 137). On dirait alors, en examinant l'œil de profil, qu'on a placé au dessus du cristallin un petit chapeau muni d'une incision, destiné à mettre ce dernier en évidence (fig. 137). Les deux bras de cette ogive forment à peu près les côtés d'un triangle équilatéral, qui convergent d'abord comme pour former une voûte, puis se replient en dehors pour éviter le cristallin ; en sorte que la distance qui sépare le sommet du triangle du cristallin est à peu près égale à la moitié du diamètre de ce dernier. Toute cette formation ne descend pas plus bas que le cristallin lui-même, en sorte que les extrémités du chapeau et le bord inférieur du cristallin sont situés sur la même ligne (fig. 136 et 137).

On ne saurait douter que tout cet espace en forme de chapeau et le sinus triangulaire qui le recouvre ne représentent l'enveloppe encore imparfaite de la *choroïde*, tandis que la ligne intérieure représente le bord du *corps vitré*. Ce dernier (fig. 33 $_i$) conserve la forme d'un croissant à peu près pendant toute la vie embryonique ; il entoure le cristallin par derrière comme une coupe (fig. 137, 140), mais la déposition subite du piment noir empêche d'en observer ultérieurement le développement et la composition ; son origine même est encore entourée de quelques ténèbres, car nous ignorons si c'est une substance particulière indépendante des autres ou s'il est le résultat de l'involvure du cristallin. Cette question ne pourra être décidée que sur des animaux doués d'yeux assez grands pour permettre des coupes transversales, et chez lesquels le piment sera moins abondant.

Il est plus facile de poursuivre le développement de la *choroïde* (*g*). Le piment noir qui se développe dans ses cellules la fait distinguer avec une grande précision à travers les mem-

branes extérieures de l'œil. Elle envahit assez rapidement le cristallin ; les extrémités du chapeau qu'elle formait dans l'origine, s'arquent de plus en plus vers le bas, embrassent le cristallin de pres et touchent bientôt son bord extérieur de toutes parts, excepté en haut où le sommet de l'ogive ne se ferme que plus tard, et en bas où les deux côtés du croissant sont encore fort distans et déterminent ainsi la fente de l'œil ou le *colobome* (? qui ne disparaît que peu de temps avant l'éclosion (fig. 137, 140, 143 et 32). Ce colobome n'est donc pas une condition de la formation du premier rudiment oculaire chez les poissons, puisqu'il ne commence à se former qu'après l'involvure du crystallin. Il est bien plutôt la conséquence pure et simple de la maniere dont la choroide se comporte dans son accroissement ou plutôt dans la différenciation de ses cellules d'avec celles du premier rudiment de l'œil. Comme ce développement s'accomplit de haut en bas, il en résulte que les cellules choroïdales doivent se former en dernier lieu à l'endroit le plus bas de l'œil, par conséquent là où est située la fente. Une autre conséquence de cette séparation des cellules de la choroide (séparation qui semble être parallèle au développement du corps vitré), c'est qu'aussi longtemps que la fente existe, le cristallin a l'air d'être plus rapproché du bord inférieur de l'œil que du bord supérieur ; car, selon toute apparence, les cellules choroïdales sont une sorte de démembrement de cette couche de cellules embryonaires qui entourait la vessie oculaire encore simple ; en se détachant, elles suivent le contour de cette couche dans toute son étendue, et on dirait même que la choroide se forme de la partie extérieure de cette couche, la partie intérieure étant réservée pour former la rétine, tandis que les cellules formant la sclérotique ne se déposent que plus tard entre la choroide et la couche épidermoïdale en pavé, qui recouvre le tout.

Voici comment s'opère le développement des *cellules de piment* de la choroïde. Dans l'origine, la choroïde se compose, comme le rudiment primitif de l'œil, de simples cellules embryonaires. Mais dès que la choroïde commence à se détacher, il se forme des cellules plus grandes et plus plattes, dans l'intérieur desquelles se développe une substance particulière qui se présente d'abord sous la forme de petits grains noirs (fig. 137). Peu à peu, les cellules se remplissent de cette matière ; on voit en même temps disparaître la membrane celluleuse primitive, et l'on ne reconnaît les cloisons primitives des cellules qu'aux espaces transparens qui forment une sorte de réseau entre les taches noires (fig. 142). Lorsque l'embryon est près d'éclore, il est difficile de reconnaître encore quelques traces des cellules ; toute la choroïde est alors parsemée de petits points de piment devenus libres par la disparition des cellules. Cependant, lorsqu'il se forme du piment nouveau, c'est toujours, même chez les poissons adultes, dans de nouvelles cellules qui n'en contiennent d'abord que quelques grains, comme chez l'embryon. La déposition du piment dans les cellules a lieu dans le même sens que l'accroissement de la choroïde, c'est-à-dire, de haut en bas, mais elle est un peu plus tardive que ce dernier, et le croissant est déjà à peu près fermé, lorsque les cellules d'en haut commencent à se remplir, tandis que les cellules de l'angle inférieur près de la fente, sont encore parfaitement limpides et transparentes (fig. 137 et 140).

Dès que la fente de la choroïde est fermée et que les cellules de piment ont envahi l'endroit qu'elle occupait, l'*iris* commence à se détacher de la choroïde pour figurer comme membrane indépendante. Jusqu'ici, la choroïde suit dans son accroissement la forme générale de l'œil, et, progressant d'avant en arrière, elle limite de plus en plus la pupille, d'abord très-large ; mais dès qu'elle est assez développée pour que

son bord libre dépasse sensiblement le cristallin, et que l'ouverture visuelle est plus petite que ce dernier, sa partie antérieure commence à se détacher de l'enveloppe extérieure ou de la cornée à laquelle elle était jusque là adhérente, pour se retirer vers le fond de l'œil (fig. 74, 153 et 154). Cette métamorphose me paraît être en rapport intime avec l'enfoncement du cristallin lui-même au fond de l'œil; jusque-là et aussi long-temps que la choroïde ne s'était pas repliée, le cristallin avait été adhérent à la cornée; maintenant il commence à se retirer de plus en plus pour se cacher au fond de l'œil, et c'est de cette manière que se forme cet espace entre la cornée et l'iris, qu'on a nommé la *chambre antérieure de l'œil*. Cependant ce retrait n'indique nullement le terme de la vie embryonique; car l'on voit encore longtemps après l'éclosion, le bord antérieur du cristallin s'avancer comme un segment de sphère dans la chambre antérieure de l'œil (fig. 90 et 155). La tendance de la choroïde à se recourber pour former l'iris est si forte, que cette dernière paraît encore enfoncée vers le fond de l'œil à l'époque de l'éclosion, ce qui donne à la chambre antérieure une forme lenticulaire; tandis que, chez le poisson adulte, l'iris repose presque verticalement sur l'axe de l'œil.

En même temps que la choroïde se détache de la cornée pour former l'iris, on voit une formation particulière de cellules se développer sur toute la surface de cette membrane, et déterminer cet éclat métallique qui excite à si juste titre l'admiration. Avant la formation de ces cellules, la choroïde ne présente qu'une teinte noire foncée, mais d'autant plus intense que les cellules de piment sont plus développées. Si l'on examine maintenant le jeune poisson sur un fond noir, on découvre sur la choroïde des points argentés, brillans, qui ne tardent pas à se développer, et qui, lorsque l'embryon approche de son terme,

donnent lieu aux plus belles teintes métalliques. La cause de cet éclat réside, comme l'a démontré M. Ehrenberg, dans une quantité de petites paillettes oblongues, pour la plupart pointues à leur extrémité, et qui ne sont autre chose que des cellules aplaties, d'une formation épithélienne particulière, étendues sur la choroïde. Ce sont ces petites paillettes semi-transparentes et très-minces, qui, par la réfraction et la polarisation diverse de la lumière, déterminent l'éclat métallique ci-dessus mentionné. Il n'est pas encore bien démontré que ce soient réellement des cellules, et je n'ai pas non plus réussi à poursuivre leur développement; cependant leur ressemblance avec les cellules épithéliennes aplaties d'autres régions, entre autres avec celles de la peau, est si grande que je n'hésite pas un instant à les envisager comme une formation analogue.

L'apparition de la membrane *sclérotique* ne paraît s'opérer qu'avec la séparation de l'iris; au moins je n'ai jamais remarqué, avant cette époque, rien qui indiquât son existence. En tout cas, la cornée et la sclérotique ne diffèrent encore que très-peu dans leurs tissus à l'époque de l'éclosion; aussi passent-elles de l'une à l'autre sans limites distinctes. La sclérotique est tout aussi transparente que la cornée elle-même, et les fibres cartilagineuses, ainsi que les écailles osseuses qu'elle contient dans le poisson adulte, n'apparaissent que plus tard, longtemps après l'éclosion.

Je n'ai pu faire aucune observation sur le développement de la *rétine* et du *nerf optique*. Il est cependant vraisemblable que la première se forme dans l'origine de la couche interne du rudiment oculaire; elle représenterait par conséquent une vessie globuleuse, communiquant avec la cavité du mésencéphale au moyen d'une tige creuse qui serait le nerf optique. Il est probable qu'à mesure que le corps vitré se développe, la paroi antérieure de cette vessie est refoulée en dedans,

ce qui détermine cette forme capulaire qui la distingue dans le poisson adulte, et que c'est de cette paroi refoulée que se forme la couche de la rétine qui contient les baguettes (v. l'anatomie) et qui touche au corps vitré. Si l'on songe que le globe de l'œil n'est d'abord autre chose qu'une anse creuse du mésencéphale, qui se détache de plus en plus de ce dernier, on s'explique en quelque sorte cette forme de vessie pédiculée qu'affectait la rétine lorsqu'elle n'était encore qu'une couche celluleuse revêtant la cavité intérieure de l'œil. J'ai, en effet, remarqué une fois cette forme dans l'œil droit d'un embryon, et je l'ai représenté dans la fig. 39.

2° DE L'OREILLE.

Ainsi que nous l'avons fait remarquer en traitant du développement du cerveau, la vésicule auditive, dans son état primitif, fait partie de l'épencéphale, dont elle n'est qu'un simple prolongement latéral. Elle est à l'épencéphale ce que l'œil est au mésencéphale. Cependant il existe une différence essentielle dans les rapports réciproques de ces organes, différence qui disparaît chez les animaux supérieurs et même chez quelques poissons, mais qui se montre à un haut degré dans la famille qui nous occupe et qui consiste en ce que, chez la Palée, comme chez la plupart des poissons osseux, le systeme dermoïdal ne participe pas à la formation de l'organe auditif. Aussi, ces animaux sont-ils dépourvus de toutes ces parties qui, chez les animaux supérieurs, compliquent si fort l'étude du développement de l'oreille, tels que la cavité tympanique, la trompe d'Eustache et le conduit auditif externe. Il leur manque tout l'appareil conducteur : ils n'ont que l'appareil sensitif, composé du labyrinthe, du vestibule et des canaux semi-circulaires. Mais si, par l'absence de tout rapport avec le système dermoïdal, le développement de l'oreille du poisson se trouve

singulièrement simplifié comparativement à l'oreille des animaux supérieurs, l'étude n'en est pas pour cela plus facile, car la position très-profonde de l'organe fait qu'on ne l'aperçoit que d'une manière très-imparfaite de l'extérieur, et la dissection ne peut conduire à une étude bien approfondie, à cause de l'extrême mollesse des embryons et de leur très-petite dimension.

Les premiers vestiges de l'organe auditif se montrent de très-bonne heure, peu de temps après l'œil, lorsque l'on commence à apercevoir dans celui-ci la formation du cristallin. On découvre alors, au dessus de l'extrémité céphalaire de la corde dorsale, mais à une si grande distance de l'œil que l'on croirait avoir à faire à un tout autre organe que l'oreille, un espace clair, de forme sub-circulaire ou ovale et entouré d'un bourrelet saillant, mais mince (ς fig. 29, 31). L'espace ovale intérieur ainsi circonscrit est si transparent, que l'on est d'abord tenté de le prendre pour un trou entouré d'un bord renflé. Mais en observant plus attentivement, on trouve que la couche dermoïdale est étendue par dessus, qu'elle est intègre et qu'il n'existe absolument aucune ouverture. En examinant l'embryon d'en haut, on découvre bientôt la cause de cette singulière apparence (fig. 129) : on voit alors que l'épencéphale s'est considérablement élargi dans sa partie postérieure, et qu'il touche presque à l'épiderme externe de l'embryon par les angles arrondis et en cul de sac de cet élargissement latéral. C'est ce qui fait que cet élargissement, lorsqu'on l'examine de profil, a l'apparence d'un trou, d'autant plus qu'il ne contient qu'un liquide transparent, tandis que la substance plus solide des carènes dorsales qui l'entourent apparaît sous la forme d'un bourrelet renflé. Il y a cependant quelque chose de remarquable dans ce renflement, c'est qu'il se montre marqué de fines stries qui divergent comme des rayons d'un centre, et

semblent pénétrer le bourrelet de part en part (fig. 136). Ces stries semblent formées de la même manière que celles qui se montrent simultanément sur la corde dorsale (fig. 136), et il est probable qu'elles proviennent de la même cause, c'est-à-dire d'une disposition linéaire des nombreuses cellules embryonaires qui commencent à se confondre (voyez chap. 7 le développement de la corde dorsale).

De même que la vessie oculaire, la vessie auditive que nous venons de décrire, n'est, dans l'origine, qu'un élargissement latéral du cerveau, communiquant avec l'épencéphale, au moyen d'une ouverture aussi large qu'elle-même ; mais bientôt elle commence à se détacher, parce que les carènes de l'épencéphale empiètent de tous côtés sur son ouverture et finissent par former une voûte, ainsi que cela a lieu pour l'œil. Cette voûte devient bientôt si considérable, que la vessie auditive, vue d'en haut, apparaît avec son contenu transparent et liquide comme une vessie entièrement séparée de l'épencéphale par un large pont opaque (fig. 32, 135 et 144). Ce n'est que lorsque ce pont s'est consolidé au point que le canal sous-jacent (le nerf auditif encore creux) ne représente plus qu'une ouverture très-étroite, que commencent à se montrer les autres parties de l'intérieur de la vessie auditive, qui a conservé jusqu'à présent sa forme primitive.

La première chose que l'on aperçoit dans l'espace limpide de la vessie, c'est une accumulation d'une masse finement grenue, qui bientôt commence à se séparer en deux groupes, et que sa complète opacité rend déjà distincte sous un faible grossissement (fig. 42, 52). En les examinant avec de plus forts objectifs, ces petits corps ont une apparence cristalline ; ils ne sont pas entièrement ronds, mais entourés de lignes anguleuses noires et épaisses ; souvent on trouve quatre à six de ces corpuscules réunis en un seul groupe (fig. 145 et suiv.). Ils

sont ordinairement rapprochés du centre de la vessie auditive et situés dans le voisinage de la paroi qui forme le fond de la vessie du côté du cerveau. L'un des groupes est un peu plus en avant, l'autre un peu plus en arrière. Peu à peu les corpuscules de ces groupes, d'abord isolés, se confondent en un tout uniforme qui devient un corps irrégulièrement arrondi, marqué de fentes et d'incisions extérieures, résultat du contact des cristaux entre eux. Lorsqu'on comprime l'embryon entre deux plaques de verre, ces petits corps crèvent en occasionnant un léger bruit de décrépitation. Ce sont là les concrétions anorganiques, les *otolithes* du labyrinthe des poissons, composées de carbonate de chaux, qui, dans la plupart des autres animaux, sont remplacées par une quantité de cristaux floconneux et microscopiques flottant dans le liquide du labyrinthe. Il est évident que ces concrétions calcaires sont également, chez l'embryon, une agrégation de cristaux d'abord très-petits ; car les grains isolés que l'on observe, même sous un faible grossissement, indiquent déjà par leur forme irrégulière, qu'ils ne sont pas une cristallisation primitive, mais seulement des géodes formées par l'agglomération d'une quantité de petits cristaux. Il faut que ces géodes soient bien importantes pour l'organe auditif, puisqu'elles apparaissent de si bonne heure. D'un autre côté, elles servent de point de repère pour reconnaître les diverses parties de l'oreille.

Quand ces otolithes existent encore à l'état de concrétions cristallines isolées, on remarque déjà, dans l'intérieur de la vessie auditive, les rudimens d'une organisation plus compliquée. On commence par découvrir comme une ombre légère au milieu de l'espace limpide : c'est une agglomération horizontale d'une substance finement grenue qui paraît légèrement recourbée vers le haut par devant et par derrière, parallèlement aux contours extérieurs de la vessie auditive (fig. 142). Ce sont pro-

bablement des cellules qui s'amassent en formant une rangée très-serrée. Cependant je ne saurais donner à cet égard des renseignemens précis, car, sous le scalpel, le tout disparaissait, sans laisser la moindre trace d'une forme précise. On voit en même temps, au dessus de la vessie auditive et recouvrant son bord supérieur, une légere vésicule circulaire à ce qu'il paraît, ou au moins un espace transparent et limpide qui est distinctement circonscrit (fig. 142). Insensiblement les contours de cette vésicule prennent, dans le cours du développement, un relief plus marqué et la vésicule parait fortement encadrée ; j'ai même une fois vu (fig. 145) le bord inférieur de cet encadrement se prolonger derriere la vessie auditive ; de sorte qu'il avait l'air d'une anse attachée au labyrinthe. Plus tard, je n'ai revu cette vésicule que sous la forme d'un espace circulaire et transparent, entouré d'un encadrement solide et blanchâtre. L'encadrement devint toujours plus large dans le cours du développement, tandis que l'espace intérieur se rétrécissait ; en même temps les contours du bord paraissaient toujours moins distincts à l'extérieur (fig. 146 et 149), et il était évident qu'à mesure que le crâne devenait plus cartilagineux, l'encadrement de la vésicule participait à cette transformation en cartilage ; la vésicule elle-même disparut sans laisser aucune trace de sa présence, et l'espace qu'elle occupait fut envahi par l'accroissement de la substance cartilagineuse. Je ne doute pas que cette vésicule propre à la première moitié de la vie embryonique ne corresponde au *sachet calcaire* que Rathke décrit dans les embryons de la couleuvre à collier (*). Ce même naturaliste envisage certainement avec raison comme l'analogue de ce sachet, le conduit rempli de calcaire qui communique avec l'extérieur et que l'on trouve pres du labyrinthe,

(*) Entwicklungsgeschichte der Natter, pag. 84 et 142. Tab. 6, fig. 26, 27, 28.

chez les Raies et les Requins. Il n'est certainement pas sans intérêt de savoir que ce même organe se trouve dans les embryons des poissons osseux aussi longtemps que leur squelette est encore cartilagineux. Il est vrai qu'il n'est que rudimentaire et dépourvu de calcaire, et qu'il disparaît par la suite.

Autant les métamorphoses de cette petite vésicule du labyrinthe sont faciles à suivre, autant j'ai éprouvé de difficultés à poursuivre le développement du *labyrinthe* lui-même et de ses appendices, et je dois convenir que c'est moins pour en donner une explication, que dans l'espoir de fournir aux observateurs futurs quelques points de repere utiles, que j'ai dessiné la plupart des figures de Tab. 6, qui sont relatives au développement du labyrinthe. Je ne saurais non plus dire positivement de quelle maniere naissent le vestibule, les ampoules et les canaux semi-circulaires.

J'envisageai dans l'origine l'encadrement opaque de la vésicule auditive du labyrinthe, dont il vient d'être question, comme le premier rudiment des *canaux semi-circulaires*, d'autant plus que je le vis se recourber aux deux extrémités en se consolidant, et présenter ainsi en avant un grand anneau et en arrière un petit qui semblaient réunis en bas par une pièce moyenne solide. Pendant que ces modifications avaient lieu, la vésicule prenait une forme plus carrée ; l'encadrement devenait plus solide et l'on vit apparaître, en avant de l'anneau antérieur, un second encadrement compris également dans l'espace de la vessie auditive (fig. 145). Ces anneaux me parurent être les ampoules naissantes, et je ne doutais pas de voir s'en détacher bientôt les canaux semi-circulaires ; mais je ne tardai pas à m'apercevoir que je m'étais trompé, car il devint évident que ces anneaux et ces bandes n'étaient ni les ampoules, ni les rudimens des canaux semi-circulaires, mais qu'ils appartenaient à la formation d'un blastème solide qui se rassemblait

dans l'intérieur de la vessie auditive, pour y former, en pénétrant latéralement dans l'intérieur, les supports cartilagineux de l'organe auditif. Bientôt on put s'assurer d'une manière évidente que ce blastème se transformait réellement en cellules cartilagineuses (fig. 147 à 150); c'étaient évidemment les mêmes bandes que j'avais vues d'en bas (fig. 166) se présenter comme de minces lames cartilagineuses, qui servaient maintenant d'appui aux canaux semi-circulaires. Je devais dès-lors envisager comme représentans du labyrinthe, les différens espaces qui se trouvaient entre ces bandes et le contour externe de la vessie auditive. Cette opinion se trouve aussi confirmée par le fait suivant : dans l'origine, les bandes cartilagineuses n'avaient été visibles que dans l'intérieur de la vessie auditive ; maintenant on voyait aussi se développer à sa face extérieure une agglomération d'une substance solide qui, d'abord très-mince, s'élargit insensiblement et montra bientôt la plus belle structure cartilagineuse. Cette agglomération avait une forme triangulaire ; l'un des côtés du triangle s'élevait jusqu'au sommet de l'organe auditif, vers l'endroit où avait existé la vésicule ci-dessus décrite ; le second et le troisième côtés étaient dirigés en bas vers l'angle antérieur et postérieur de l'organe auditif; cependant ils ne paraissaient pas atteindre le bord externe, mais se perdaient en chemin (fig. 148). Sous l'influence du développement de ce triangle, la forme du labyrinthe se changea complètement et devint elle-même triangulaire (fig. 149 vue de profil), et je pus maintenant songer à déterminer d'une manière plus précise les objets divers qui se trouvaient dans l'oreille elle-même. Il était évident que la substance cartilagineuse, dont la connexion avec la boîte crânienne ne pouvait plus être douteuse, était le côté antérieur du pilier qui reste en partie cartilagineux, même dans les poissons adultes et autour duquel sont disposés les canaux semi-circu-

culaires. L'espace entre ce pilier et le bord antérieur du bourrelet, qui s'était aussi transformé en cartilage, était le canal semi-circulaire antérieur, l'espace opposé longeant le bord postérieur du bourrelet, le canal postérieur, tandis que l'espace du canal extérieur se trouvait en dessous, le long du bord inférieur du bourrelet (fig. 149).

Les endroits où les canaux semi-circulaires se recourbent vers l'intérieur, se présentent, lorsqu'on les examine de profil, sous la forme de grands trous tels qu'ils sont représentés dans les fig. 149—151. Il résulte de ceci que les canaux semi-circulaires devaient être dans l'origine très-larges, presque droits et fort peu arqués; leur conformation générale dépendait sans doute moins d'eux-mêmes que du développement exubérant de la masse cartilagineuse qui les entoure et qui, en empiétant vers l'intérieur de la vessie auditive d'abord simple, y déterminait ces diverses sinuosités que les canaux semi-circulaires et le vestibule remplissent. Il suffit de comparer un instant entre elles les fig. 149, 150, 151 et 157 pour se faire une idée de ces rapports.

Plus l'embryon est jeune et plus les canaux semi-circulaires du labyrinthe sont larges, et l'on se demande dès lors comment ces canaux naissent de la vessie auditive si simple dans l'origine. Cette question a donné lieu a une controverse entre deux célèbres anatomistes qui se trouvent en opposition assez directe. M. Valentin (*) envisage les canaux semi-circulaires comme formés par des culs de sac partant du vestibule, se rencontrant pour se confondre et former ainsi des canaux creux, dont chacun serait composé, dans l'origine, de deux culs de sac arqués et réunis par leurs extrémités. Ces canaux ainsi formés seraient d'abord très-larges, mais se rétréciraient

(*) Handbuch der Entwickelungsgeschichte, pag. 207.

de plus en plus, tandis que les ampoules ne seraient que les restes de leurs élargissemens primitifs. Rathke (*), en revanche, s'exprime de la manière suivante : « Je suis disposé à croire que chacun des canaux semi-circulaires est le résultat d'un pli du vestibule, que les deux feuillets du pli dont la convexité est tournée en dehors se rapprochent, se confondent et qu'enfin leur substance se trouve tellement résorbée, une fois qu'ils sont soudés, que le canal nouvellement formé est séparé à sa partie moyenne de l'endroit ou il s'était formé, et devient ainsi en quelque sorte étranger au vestibule. » Mes observations, si elles ne confirment pas directement l'opinion de Rathke, sont au moins contraires a celles de Valentin, et l'explication la plus naturelle me paraît être : que l'agglomération du blasteme qui donne naissance au tissu cartilagineux de la boîte crânienne et qui entoure la vessie auditive pénetre dans cette dernière, et qu'en y accumulant quelques substances solides, ce tissu cartilagineux refoule les membranes celluleuses qui forment le revêtement intérieur de la vessie auditive; ces membranes forcées de se plisser par suite de cet envahissement, se soudent sur leurs points de contact et représentent ainsi les espaces branchus qui, dans l'origine, excedent de beaucoup la substance solide; mais peu à peu cette derniere augmente, empiète sur les canaux semi-circulaires, et les réduit a ces faibles dimensions qu'ils présentent dans le poisson adulte.

Cependant l'explication que nous venons de donner n'est pas la seule qui soit admissible. Ce qui frappe tout d'abord dans le poisson adulte, c'est que les canaux membraneux sont beaucoup plus minces que les espaces dans lesquels ils sont circonscrits. La diminution de volume qui a lieu dans le cours du développement embryonique ne peut pas être due uniquement

(*) Entwickelungsgeschichte der Natter, pag. 85.

à l'envahissement des parties solides, car, dans ce cas, les canaux membraneux devraient occuper exactement leur gouttière; peut-être que les membranes qui forment les canaux semi-circulaires ne se déposent-elles que fort tard, car, durant la première formation des canaux semi-circulaires, on n'observe pas la moindre trace d'un double contour indiquant la limite entre les canaux semi-circulaires cartilagineux et les arcs membraneux qui y sont enfermés (fig. 149), tandis que plus tard (fig. 150 et 151) nous découvrons dans l'intérieur des espaces semi-circulaires, qui sont encore assez larges, des bandes ombrées que j'envisage comme les limites des canaux membraneux. Le canal membraneux postérieur paraît même avoir subi, dans la fig. 150, une inflexion qui n'est point encore partagée par l'encadrement; il semble ainsi devancer par son propre développement, la forme que l'envahissement des masses cartilagineuses lui prescrit plus tard.

Quelle que soit, en définitive, l'explication qu'on en donne, il est certain que, vers l'époque de l'éclosion, les canaux semi-circulaires membraneux, sans être aussi parfaits et aussi sveltes que chez le poisson adulte, sont cependant très-distincts. Quant au développement des ampoules du vestibule et du labyrinthe, il m'a été impossible de le poursuivre d'une manière distincte. Il est probable que leur forme résulte aussi de l'envahissement des substances solides qui les entourent, comme cela a lieu à l'égard des arcs semi-circulaires; cependant je ne possède aucune donnée précise à ce sujet.

Les changemens de position que l'oreille subit dans le cours de la vie embryonique sont intimement liés au développement de la forme de l'embryon lui-même, dont nous traiterons dans un chapitre suivant. Ce déplacement apparent de l'oreille d'arrière en avant, par lequel elle se rapproche de l'œil, dépend du raccourcissement général que subit la partie postérieure de

la tête, qui était excessivement allongée dans l'origine. Si ce raccourcissement frappe particulièrement dans l'oreille, c'est parce que, dans l'origine, la distance entre celle-ci et l'œil était très-considérable, tandis que, vers la fin de la vie embryonique, ces deux organes sont à peu près contigus.

3° DU NEZ

En traitant du développement du cerveau et en particulier du prosencéphale, nous avons déjà mentionné la position particulière du nez, par rapport au système dermoïdal, et décrit le développement du nerf olfactif, ainsi que sa progression graduelle vers la cavité olfactive. Nous n'aurons donc qu'à décrire ici le développement du nez lui-même qui est très-simple.

Le *nez* (11) apparaît plus tard que les autres organes des sens, à peu près à l'époque où l'involvure du cristallin se ferme. C'est d'abord une petite fossette ou bien une légère impression à la face inférieure du museau (fig. 136), qui, le plus souvent ne se distingue que par une ombre légère ; et, comme sa position n'est pas très-favorable à l'observation, il arrive que souvent on ne l'aperçoit pas du tout. Cette fossette ne présente d'ailleurs rien de remarquable dans son développement, et les cellules épidermoïdales avec leurs larges mailles revêtent uniformément sa surface ; mais ce qu'il y a de plus frappant c'est la position de cette fossette : tandis que l'on est habitué à chercher, chez les poissons osseux adultes, la cavité nasale à la face dorsale de la tête à une plus ou moins grande distance du museau, nous trouvons ici son premier rudiment à la face ventrale assez loin du bord antérieur, et il nous est facile d'observer de la manière la plus frappante le déplacement insensible des cavités nasales pendant tout le développement des poissons dans l'œuf et hors de l'œuf. Pendant ce déplacement, dont nous rapporterons les détails, chapitre XI, *de la forme extérieure*,

et qu'il est d'ailleurs plus facile de poursuivre au moyen des fig. 84, 85, 86, 88, 89, 90 et 91 qu'en le décrivant minutieusement, l'intérieur de la cavité se modifie également, en donnant lieu à des cellules particulières qui sont probablement la base des lames élégantes dont se compose la muqueuse du nez dans le poisson adulte.

La forme de la *cavité nasale* n'est jamais parfaitement circulaire, mais un peu ovale, à bords enflés, ensorte que, suivant la position du poisson, elle apparaît tantôt comme un ovale, tantôt comme un croissant. D'abord, elle est tout-à-fait vide et ne paraît revêtue que de cellules épidermoïdales; mais bientôt l'on voit surgir de son fond de grandes cellules allongées et transparentes, qui en occupent tout l'espace et paraissent disposées comme des rayons autour d'un axe central (fig. 158 et 160). Ces cellules sont excessivement serrées, et la différence entre les rayons et l'axe consiste uniquement en ce que, dans ce dernier, les cellules sont irrégulièrement entassées, tandis qu'elles sont linéaires dans les rayons. L'accumulation de ces cellules est quelquefois si considérable que la cavité nasale se présente sous la forme d'un petit bourgeon à la face supérieure de la tête, exactement comme elle se montre aussi chez quelques poissons osseux pendant l'âge adulte, par exemple, chez les anguilles.

Bientôt cette structure celluleuse disparaît de nouveau; les cellules semblent se confondre entre elles pour former la membrane muqueuse. L'axe perd son apparence celluleuse, et, au lieu de cette quantité innombrable de rayons qui s'y rattachaient, on n'aperçoit plus que quelques plis; c'est ainsi que peu de mois après l'éclosion, l'organe olfactif en est déjà au même point que dans le poisson adulte.

CHAPITRE VII.

DÉVELOPPEMENT DU SQUELETTE.

1° LA CORDE DORSALE.

La *corde dorsale* est la base de la charpente solide de l'embryon; c'est comme telle qu'elle apparait de tres-bonne heure, tandis que les autres parties du squelette ne se développent que dans une époque plus reculée de la vie embryonique. Elle est située exactement au milieu de l'axe de l'embryon, et représente par conséquent une ligne autour de laquelle les divers organes se disposent en leurs lieux et places respectifs. Elle est sous ce rapport un organe de la plus haute importance; sa présence dans les embryons de toutes les classes de vertébrés, et sa persistance pendant toute la vie chez quelques-uns, tandis que chez d'autres elle disparait tantôt avant tantôt apres l'éclosion, indiquent suffisamment des fonctions importantes dans les types inférieurs des vertébrés aussi bien que dans les embryons de tout l'embranchement. Elle présente une sorte d'antagonisme avec le développement de la charpente osseuse, et sous ce rapport elle joue en quelque sorte, vis-à-vis de cette derniere, le rôle que beaucoup d'autres organes embryonaires,

entre autres les corps de Wolff, jouent vis-à-vis des reins, c'est-à-dire qu'elle est l'avant-coureur d'autres organes destinés à paraître plus tard et avec le développement desquels elle commence à disparaître. De pareils avant-coureurs ne sont pas sans rapport avec l'organe qui les remplace dans l'organisme plus développé : il existe entre eux une corrélation intime et nécessaire, et souvent la substance des avant-coureurs est employée à la formation des organes qui succèdent. C'est en particulier le cas de la corde dorsale : elle est l'avant-coureur de la colonne vertébrale et plus particulièrement des corps des vertèbres. Or, si l'on considère, d'une part, la disparition graduelle de ses cellules et, d'autre part, leur participation à la construction de la colonne vertébrale dans son ensemble, mais non pas à celle de la substance osseuse même des vertèbres, (chez les poissons adultes les corps intervertébraux gélatineux sont les restes de la corde, ensorte que sa participation directe ne saurait être niée), on conviendra que la corde dorsale et le système vertébral, tout en formant deux tissus primitifs différens, sont pourtant intimement unis, que l'un est la condition nécessaire de l'aûtre, et que c'est par conséquent à tort qu'un auteur récent (*) a voulu nier leur liaison.

Les premiers rudimens de la corde dorsale semblent consister en une espèce particulière de grandes *cellules opaques*, qui apparaissent dans l'axe de l'embryon à l'époque où les sinus des yeux commencent à se détacher du mésencéphale (voyez chap. IV). Ces cellules (fig. 126) se distinguent au premier abord de toutes les autres cellules embryonaires ; elles ont des dimensions doubles de celles des cellules épidermoïdales, quadruples de celles des cellules embryonaires, et sont remplies de points opaques enfoncés dans une masse gélatineuse et qui paraissent être en-

(*) Reichert, das Entwickelungsleben, pag. 51.

toures d'une membrane celluleuse très-mince. Je conclus ceci du fait que les cellules, lorsqu'on les crevait, se divisaient en plusieurs parties irrégulières, comme des corps à moitié solides. Ces cellules forment une rangée uniforme le long de l'axe de l'embryon, à l'endroit où la corde dorsale paraîtra plus tard. Bien qu'allignées, elles ne se touchent cependant pas, mais sont isolées et assez distantes les unes des autres, ensorte qu'elles ne forment pas une chaîne continue. J'en comptai environ vingt dans un embryon de douze jours.

La position de ces cellules semble indiquer un certain rapport avec la corde dorsale. Quel est ce rapport? C'est ce dont je n'ai pu m'assurer, car, après avoir existé d'une manière invariable pendant deux jours à peu près, elles disparurent tout d'un coup et furent remplacées par la corde dorsale, qui apparut comme un cordon continu, entourée d'un fourreau plus solide, sans que j'eusse pu découvrir la moindre transition entre ces deux états de choses. Il semble cependant résulter d'observations faites sur les Batraciens, en particulier sur le crapaud accoucheur et le Triton alpestris (*), que la corde dorsale n'est pas formée directement de ces cellules, mais bien de cellules embryonaires ordinaires, et que les cellules dont nous venons de parler sont de nouveau résorbées avant l'apparition de la corde. J'ai vu dans les Batraciens ci-dessus, les cellules embryonaires ordinaires remplies de globules alimentaires se ranger en cordon, s'aplatir, et les parois cellulaires être résorbées, ensorte qu'il ne restait comme base de la corde dorsale que les globules alimentaires qui, déposés en forme de paillettes graisseuses, surpassaient de beaucoup le volume du contenu liquide des cellules. Il est probable que la formation de la corde est la même

(*) Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des *Alytes obstetricans* von C. Vogt. Soleure, 1841. Pag. 41 et suiv.

dans les poissons ; les stries transversales que cet organe montre aux premieres époques paraissent au moins être les représentans des cloisons cellulaires de la masse embryonaire.

Quoiqu'il en soit, dès que la *corde dorsale* (*p*) apparait comme telle, elle représente un *cordon* cylindrique intérieur et continu d'une structure assez ferme, se terminant du côté de la tête en une pointe obtuse entre les rudimens de l'oreille, mais se continuant à travers tout le tronc en conservant une épaisseur égale, et se perdant insensiblement au milieu des cellules embryonaires de la queue, sans que son extrémité soit circonscrite d'une maniere précise (fig. 27, 136, *p*). Ce cordon est entoure d'une *gaine* (*r*) transparente et tres-mince, mais cependant solide (fig. 139, 140, *r*). Aussi loin que la corde dorsale est distinctement séparée des cellules embryonaires, elle montre une quantité de *stries transversales* tres-fines, fort serrées et linéaires (fig. 136), a l'égard desquelles je ne saurais dire si elles appartiennent à la gaine ou au contenu. Il est probable, d'après les observations que j'ai faites sur les Batraciens, qu'elles affectent le contenu et sont les indices des parois des cellules, qui étaient contenues dans l'intérieur et qui ont disparu avec la formation du cordon. Le cordon est parfaitement transparent, et l'on n'aperçoit dans son intérieur aucune trace de contenu nutritif ni de noyaux ou quoi que ce soit qui, outre les stries, pût rappeler une ancienne structure cellulaire ; circonstance qui s'explique facilement par le fait que les cellules embryonaires de la Palée n'ont que des noyaux tres-délicats, et que leur contenu nutritif n'est que faiblement granuleux ou bien ne présente aucune trace de granules. La gaîne ne paraît être que la couche extérieure solide du cordon : l'un et l'autre sont intimement unis, et, a cette époque, on ne réussit que tres-difficilement a les séparer, alors même qu'on emploie une forte pression (fig. 38), tandis que plus tard

il suffit d'entamer la corde pour en voir sortir le cordon, la gaine restant vide. Lorsque la gaine crève, les stries transversales disparaissent et l'on n'en retrouve plus la moindre trace, ni dans le contenu, ni sur la gaine. De même aussi le cordon ne montre aucune trace d'une structure celluleuse, après avoir été extrait de la gaine. C'est une masse homogène et uniforme.

Cette uniformité de structure n'est cependant pas de longue durée. Après quelques jours, on voit apparaître, même sous un faible grossissement, quelques taches qui, lorsqu'on les examine de plus près, se trouvent être des *espaces vides* dans la masse gélatineuse du cordon. D'abord, elles ne sont que peu nombreuses et la masse gélatineuse les surpasse de beaucoup en grandeur (fig. 137, 138). Elles se forment d'abord près de l'extrémité céphalaire de la corde et se propagent de là en arrière, ce qui explique pourquoi l'on trouve souvent des embryons chez lesquels les espaces vides sont assez nombreux près de la tête, tandis que près de la queue, la corde dorsale est encore complètement massive (fig. 140). La forme de ces espaces vides est généralement ovale à leur naissance; leur plus grand diamètre est perpendiculaire à l'axe de la corde. On ne remarque pas qu'ils soient séparés par des parois particulières; on dirait au contraire des vésicules d'air enfermées dans une masse fondue. Curieux de connaître exactement une structure aussi frappante, je mis tous les moyens en œuvre pour m'expliquer leur nature. Je commençai par séparer la corde dorsale du reste de la substance embryonaire et j'essayai de la couper en plusieurs endroits, afin d'en extraire le cordon par la pression; mais, à ma grande surprise, les espaces vides ne se fondaient ni ne disparaissaient. Au contraire, dès qu'ils quittaient la gaine, ils se dilataient, devenaient globuleux et affectaient la forme de vessies rondes, nageant dans un liquide (fig. 138). Je ne pouvais plus douter

maintenant que ce ne fussent des *cellules*, et je remarquai en effet qu'ils étaient entourés d'une membrane excessivement mince, mais cependant assez forte et élastique, qui les empêchait de crever sous la pression. Je vis aussi que ce n'étaient point des vessies vides, mais qu'ils etaient remplis d'un liquide gélatineux, quoique moins consistant, à ce qu'il me sembla, que le reste de la masse. J'avais ainsi acquis la certitude que ces vésicules étaient des cellules organiques commençant à se développer dans la substance gélatineuse de la corde dorsale. Je n'y reconnus jamais la moindre trace de noyau, quoique je me sois donné toutes les peines imaginables pour en trouver, car, à cette époque, j'étais encore convaincu qu'aucune cellule ne pouvait exister sans noyau; mais malgré tous mes efforts je dus convenir que j'avais sous les yeux des cellules qui s'étaient développées sans l'intervention d'un cytoblaste.

Ces nouvelles cellules se développerent d'une maniere tres-sensible aux dépens de la masse gélatineuse qui disparaissait à vue d'œil. Bientôt cette derniere se trouva réduite a quelques petits espaces intercellulaires qui persisterent plus longtemps aux endroits où les parois de plusieurs cellules se touchaient, qu'ailleurs.

La disparition de cette substance gélatineuse, véritable *substance intercellulaire*, a lieu en raison directe de l'accroissement des cellules de la corde dorsale et de la séparation du cordon intérieur de la gaine, car, plus les cellules se dilatent, plus leurs parois se rapprochent, et plus aussi la masse celluleuse se détache de la gaîne, ensorte que chez les embryons dont tout le contenu de la corde est déja transformé en cellules, il suffit d'une coupe transversale et d'une légere pression pour le faire sortir tout entier de la gaîne. On voit alors que les cellules ont pris, par le seul effet de la pression, une forme voisine du dodécaedre, ensorte qu'elles ressemblent a un beau tissu

végétal, et comme l'on distingue au moyen d'un fort grossissement les parois de toutes les cellules, on se convainc qu'elles ne se confondent jamais pendant la vie embryonique, mais qu'elles demeurent toujours parfaitement isolées. Leur transparence est parfaite; leur contenu, une gélatine plus ou moins solide. Ce n'est que vers la fin de la vie embryonique que l'on voit apparaître çà et là des noyaux (fig. 168) qui, étant suspendus à la paroi de la cellule-mère, font l'effet de petites vésicules pâles et transparentes; mais on ne remarque jamais un pareil noyau libre en dehors des cellules entre la gaîne de la corde dorsale et son contenu, pas plus qu'on n'en aperçoit dans l'intérieur des cellules pendant les deux premiers tiers de la vie embryonique; ils n'apparaissent qu'à l'époque de la maturité presque complète de l'embryon.

Je n'ai que peu de choses à dire du développement de la corde dorsale et de son contenu quant à la *forme*. C'est toujours le même cordon grandissant à mesure que l'embryon se développe; cependant, vers la fin de la vie embryonique, la partie postérieure de la corde affecte une forme particulière qui ne se développe entièrement qu'après l'éclosion, et qui mérite d'autant plus de fixer l'attention qu'elle rappelle une forme analogue dans beaucoup de poissons fossiles: l'*extrémité caudale* de la corde se courbe en haut (fig. 85, 86, 89), de manière que la nageoire caudale, au lieu d'être à l'extrémité de la corde dorsale, paraît au contraire fixée à la face ventrale de cette courbe. Je reviendrai plus tard, en traitant de la forme extérieure de l'embryon, sur les conséquences que l'on peut tirer de cette conformité entre la corde dorsale de l'embryon et des poissons des anciennes époques géologiques.

A l'époque de l'éclosion ou un peu plus tard, la corde dorsale commence à dépérir dans la même direction que s'était opérée sa croissance, c'est-à-dire d'avant en arrière. Le déve-

loppement très-énergique et très-rapide de cellules cartilagineuses autour et dans l'intérieur de la gaîne paraît influer beaucoup sur la résorption de ses cellules, ce qui fait que son extrémité céphalaire devient toujours plus étroite et plus pointue entre les masses cartilagineuses de la base du crâne. Cette résorption s'opère toutefois d'une manière très-uniforme, et l'on ne remarque nulle part le moindre étranglement dans la base du crâne. Au lieu d'être obtuse à son extrémité, la corde dorsale se termine maintenant en pointe, et son extrémité effilée pénètre librement dans l'espace intermédiaire entre les deux anses latérales du crâne qui donnent passage à l'hypophyse (fig. 166). Mais comme à cette époque et au moment où cette résorption de la corde commence, l'hypophyse est détachée depuis longtemps, et que d'ailleurs elle est déjà complétement développée lorsque l'extrémité de la corde est encore dans son intégrité parfaite, nous devons rejeter une fois pour toutes, comme dénuée de tout fondement, l'hypothèse de Reichert qui prétend que l'extrémité antérieure de la corde dorsale se transforme en hypophyse en se détachant du reste de la corde.

2° LA GAINE DE LA CORDE DORSALE ET LES VERTÈBRES.

Dans tous les organes en voie de développement, les différentes parties qui les composent sont, dans l'origine, beaucoup plus adhérentes entre elles et avec la masse embryonaire qui les entoure que plus tard, ce qui fait que leurs contours se distinguent d'une manière bien moins précise. Il en est de même de la gaîne de la corde dorsale. D'abord, on la distingue à peine du cordon qui occupe son intérieur; ce n'est que lorsque les cellules commencent à se développer qu'elle se montre comme un organe particulier, séparé de la masse intérieure, et quand les cellules sont complétement développées et que la substance intercellulaire de l'intérieur est presque entièrement

résorbée, il suffit d'une légère pression sur une coupe transversale pour faire sortir le contenu de la gaîne.

Dès qu'elle est complétement isolée, *la gaîne* se présente sous la forme d'un tube transparent, assez épais, qui, de même que les artères, conserve encore sa forme tubulée, alors même qu'on en a éloigné le contenu. Elle se moule exactement sur le cordon, l'entoure d'une manière uniforme de tous côtés et est beaucoup plus mince près des extrémités qu'au milieu. Son tissu est composé de petites cellules irrégulières et sans noyau, qui ont souvent l'air d'être rostrées (fig. 138). Il paraît qu'elles se réunissent plus tard pour former des fibres.

Ce qui donne surtout à la gaîne de la corde son importance, c'est qu'elle est en quelque sorte la condition d'existence des vertèbres. Non seulement elle soutient la colonne vertébrale et les cartilages de la tête à leur origine, mais elle prend encore une part active à la formation de ces organes, et l'on peut facilement s'assurer que les mêmes phases que l'anatomie comparée nous révèle dans les poissons cartilagineux, en nous montrant les corps des vertèbres comme des anneaux plus ou moins complets, appliqués sur la gaîne de la corde dorsale, sont aussi parcourues dans le développement embryonique de la Palée.

Mais il faut bien distinguer entre ce que nous appelons vertèbres dans le poisson adulte, c'est-à-dire ces pièces osseuses ou cartilagineuses destinées à donner un support à tout le corps et à la moëlle épinière en particulier, et les divisions vertébrales, telles qu'elles existent dans les embryons. Ces dernières sont le fait général, l'expression d'une loi constante d'après laquelle se forment tous les vertébrés. Les vertèbres des poissons adultes, au contraire, sont des anneaux solides, dont la présence dépend du type particulier de chaque espèce; aussi, leur forme et la substance dont ils sont composés varient-elles dans presque chaque espèce.

Les *divisions vertébrales* apparaissent de très-bonne heure chez la Palée, presque en même temps que la corde dorsale, et lorsque le sillon dorsal commence à se fermer (fig. 23 et 31). Ce sont de fines lignes, déterminées, à ce qu'il paraît, par une plus grande accumulation de cellules embryonaires, qui, semblables à des cloisons transversales, pénètrent la masse entière jusqu'à la corde. Ces divisions s'étendent en avant jusque dans le voisinage de la vessie auditive ; mais il n'en existe jamais la moindre trace dans la tête même. D'abord, elles ne sont visibles qu'au milieu du corps (fig. 23, 27) ; peu à peu elles progressent en avant jusque près de l'oreille et en arrière jusque vers la queue, aussi loin que celle-ci est formée, mais elles n'envahissent son extrémité que lorsque cette dernière a atteint toute sa longueur relativement au corps. D'abord ces lignes sont toutes droites et perpendiculaires à l'axe de la corde (fig. 136). Mais peu à peu et à mesure que le développement s'achève, elles deviennent obliques et se courbent en formant un angle dont le sommet est dirigé en avant et correspond exactement à la ligne médiane de la corde (fig. 140). Plus le poisson grandit et plus il est facile de se convaincre que ces lignes anguleuses et en zig-zag qui résultent des divisions vertébrales primitives, correspondent aux feuillets fibreux qui, dans le poisson adulte, divisent le grand muscle latéral en autant d'anneaux qu'il existe de vertèbres.

Ces *divisions vertébrales* ne sont donc pas des organes particuliers, comme on pourrait le croire au commencement du développement (fig. 27) ; elles ne se distinguent pas par un tissu particulier du reste de la substance embryonaire, mais sont au contraire des divisions générales de cette partie du tronc qui préside aux mouvemens ; tandis que les organes sensitifs et végétatifs (le système nerveux et les intestins), de même que la corde et la tête, n'en sont nullement affectés. Le

type des vertébrés consiste par conséquent uniquement dans ces anneaux de séparation qui se forment autour d'une corde dorsale, et nullement dans le développement d'une tête séparée ou d'autres pièces solides du squelette, telles que les vertèbres cartilagineuses ou osseuses. Ce fait se trouve vérifié de la manière la plus positive dans le *Branchiostoma lubricum* Costa (*Amphioxus lanceolatus* Yarrell), poisson de la famille des Cyclostomes, qui, malgré le manque total de vertèbres articulées et de tête, n'en est pas moins un vertébré, puisqu'il possède une corde dorsale sur laquelle se dessinent les contours en zig-zag des séparations vertébrales (*).

Le développement des *vertèbres osseuses*, tel qu'il se montre dans la Palée, a moins de rapport avec l'apparition des divisions vertébrales qu'on ne serait tenté de le croire. Il est vrai que leur nombre se correspond de la manière la plus exacte, puisque la Palée, ainsi que tous les poissons osseux, a autant de feuillets fibreux dans le muscle latéral que de vertèbres ; mais l'analogie cesse en partie, dès que l'on songe que les feuillets fibreux sont fixés au milieu du corps des vertèbres et des apophyses ; que par conséquent chaque vertèbre osseuse correspond à deux séparations vertébrales, savoir à la moitié de celle qui la précède et à la moitié de celle qui la suit.

Le centre du développement des anneaux osseux est donc la ligne circulaire dans laquelle la division vertébrale atteint la corde dorsale ; c'est ici que se montrent les premières traces des cartilages, ainsi que les apophyses ; c'est ici aussi que la vertèbre atteint sa plus grande épaisseur, et c'est l'accroissement depuis ce point de centralisation qui donne aux corps des vertèbres des poissons cette forme particulière qui fait qu'ils ressemblent à deux cônes creux se touchant par leurs sommets

(*) Rathke, Bemerkungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Kœnigsberg, 1841, et J. Müller, Monatsbericht der Academie zu Berlin, Décembre 1841.

Les premières traces de la formation du *tissu cartilagineux* et de l'ossification qui en résulte, se montrent chez la Palée, comme chez tous les autres poissons osseux, simultanément sur la face externe et sur la face interne de la gaîne de la corde (fig. 168 et 168 *a*). M. J. Muller (*) a prouvé par ses recherches sur les vertèbres des poissons adultes que ce type de formation est probablement propre à tous les poissons osseux, et ses conclusions se trouvent pleinement justifiées par l'embryologie; car si l'on saisit le moment favorable, on peut voir dans la gaîne cordale, au moyen de coupes transversales, les deux anneaux qui se durcissent et contiennent dans leur intérieur la partie fibreuse de la gaîne. Cependant ces deux anneaux n'ont pas la même texture. L'intérieur, c'est-à-dire celui qui embrasse immédiatement le noyau de la corde, est très-mince et presque corné; il passe, à ce qu'il semble, immédiatement au tissu osseux sans avoir été cartilagineux. L'extérieur, au contraire, se compose de cellules cartilagineuses très-caractéristiques, répandues dans le tissu de la gaîne, et qui empiètent insensiblement sur ce dernier. A la face extérieure de ces anneaux est attachée la substance celluleuse des muscles; cependant il est plus facile de les séparer de ces derniers que de la gaîne cordale; car l'anneau cartilagineux est intimement lié à cette dernière. Il est probable que cet état, dans lequel les deux anneaux, l'extérieur et l'intérieur, entourent un reste de la gaîne cordale encore fibreuse, passe très-vite. Le tissu fibreux de la gaîne se transforme en cartilage, et bientôt la gaîne ne forme plus qu'un tissu cartilagineux homogène, dans lequel la différence entre l'anneau extérieur et l'anneau intérieur ne s'observe plus.

L'articulation de deux corps de vertèbres correspond tou-

(*) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Cahier 1 et 3.

jours au milieu de l'espace entre deux divisions vertébrales primitives, ensorte que chaque feuillet tendineux du grand muscle latéral repose sur le milieu d'un corps de vertebre. Les principales apophyses des vertebres se développent autour du corps des vertebres dans le plan des lames tendineuses, et c'est pourquoi les apophyses supérieures et inférieures, les côtes et les arêtes musculaires sont toutes situées dans l'épaisseur même de ces feuillets tendineux. C'est ce qui nous explique pourquoi tous ces processus des vertebres sont dirigés d'avant en arriere conformément à la courbe des lignes vertébrales.

Le *tissu osseux* de tous ces organes, tels que corps de vertebres, arcs et apophyses, ne se développe que tres-tard. Je ne l'ai jamais vu dans la Palée, car les jeunes Palées que j'avais fait éclore n'atteignirent pas l'âge nécessaire. Des Saumons de trois mois n'avaient point encore leurs apophyses ossifiées, quoique les corps des vertebres le fussent déjà. Les corps de vertèbres de la Palée se forment d'une seule piece annulaire ; aussi n'ai-je jamais observé cette division en plusieurs pieces que M. de Baer (*) dit avoir reconnue chez les Cyprins. Il se pourrait que le canal muqueux de la peau extérieure, qui apparait de tres-bonne heure, déterminât une illusion d'optique que cet observateur aura peut-être prise pour une ligne de séparation des corps de vertèbres.

A mesure que le jeune poisson grandit, l'ossification, ainsi que je l'ai fait remarquer plus haut, ne se borne pas seulement à l'épaisseur de la gaîne cordale, mais la masse cartilagineuse et osseuse s'augmente de plus en plus en dedans, en refoulant le noyau de la corde, dont il ne reste, dans le poisson adulte, que la masse celluleuse que l'on rencontre dans les cavités des doubles cônes. Les cellules cordales elles-mêmes

(*) Untersuchungen uber die Entwicklungsgeschichte der Fische. Leipzig, 1835.

sont résorbées par l'effet de cette transformation insensible ; elles ne participent nullement à la formation du cartilage des vertèbres et ne sont susceptibles d'aucun développement ultérieur.

Les ligamens intervertébraux du poisson adulte sont les restes de la gaîne dorsale primitive.

3° LE CRANE

Sous la dénomination de *crâne*, nous comprenons les enveloppes solides du cerveau et des trois organes des sens ; toutes les autres pièces qui composent la tête du poisson et qui servent plus particulièrement à faciliter les fonctions de la digestion et de la respiration seront examinées dans la section suivante.

L'extrémité antérieure de la corde dorsale s'étend jusque entre les deux vessies auditives et pénètre, comme une flèche acérée, dans une masse compacte de cellules embryonaires qui, de leur côté, passent insensiblement à la gaîne cordale. D'abord, on n'observe aucune trace distincte entre la gaîne cordale et cet amas de cellules, qui, du reste, ne diffère pas, par sa structure, de la substance qui entoure tous les organes de la tête, sous la couche épidermoïdale ; c'est le même blastème compacte, composé de cellules embryonaires, qui est la base de tous les organes de la tête, entre la peau et le cerveau. Comme tous les autres tissus, il est tendre et délicat au moment de son apparition, et ce n'est que lentement et insensiblement qu'il acquiert plus de solidité. A cette époque, il ne peut pas encore être question d'une forme particulière de cette substance, car elle est moulée d'une part sur la forme extérieure de la tête, et d'autre part sur celle du cerveau.

Ce n'est que plus tard, lorsque les parties de la tête se sont déjà rapprochées et que l'oreille et l'épencéphale sont situés à peu près dans le même plan, que se développent les cellules

cartilagineuses dont nous examinerons la formation plus bas, et qui donnent à la tête plus de solidité et une forme plus précise. Avant cette époque, on n'observe entre les vessies auditives situées à l'extrémité antérieure de la corde, qu'une masse de blastème épaissi, qui s'étend en droite ligne de la corde dorsale vers l'œil (*r*, fig. 36, 136, 137), pénètre de bas en haut dans l'échancrure située à la base du cerveau entre le mésencéphale et l'épencéphale, et paraît se terminer en avant par une large échancrure dans le voisinage de l'hypophyse, à peu près sur la ligne médiane entre les deux yeux (fig. 144). Je n'ai pas pu faire d'observations suivies sur ce blastème; j'ai cru remarquer qu'il se composait de cellules embryonaires accumulées, formant un cytoblastème secondaire, car en disséquant l'embryon, cette substance foncée disparaissait, sans laisser aucune trace distincte de sa présence.

Plus tard la *base du crâne* présente la structure suivante : la gaîne de la corde, qui jusque là avait été cylindrique, commence à s'élargir vers son extrémité antérieure, entre les vessies auditives; elle s'aplatit en même temps, et en se confondant avec la masse de blastème compacte dont nous venons de parler, elle représente une plaque cartilagineuse étroite et allongée qui occupe tout l'espace entre les vessies auditives, et que nous nommons pour cette raison la *plaque nuchale*. Or comme, par l'effet du raccourcissement de la partie antérieure de la tête dans l'embryon déjà très-développé (fig. 166), (dont nous traiterons dans un autre chapitre), la base de l'épencéphale, qui est occupée par cette plaque, est presque aussi considérable que l'espace qui sert de soutien aux deux autres parties cérébrales, il en résulte que la plaque cartilagineuse paraît, en somme, beaucoup plus longue que large, ce qui est tout à fait l'inverse de ce que l'on observe chez d'autres animaux, où le labyrinthe de l'oreille atteint des dimensions bien

moins considérables relativement au crâne. Cette plaque est en même temps assez plate pour que le cordon de la corde apparaisse dans son milieu presque à nu (fig. 166). En avant, elle s'étend jusqu'à la limite entre le mésencéphale et l'épencéphale, par conséquent jusqu'à la courbure céphalique, qui, à la vérité, est très-peu développée chez les poissons; mais elle ne dépasse pas, à ce qu'il paraît, l'extrémité antérieure de la corde dorsale, ensorte que la plaque cartilagineuse qui sert d'appui à l'épencéphale se trouve divisée en deux parties latérales par le cordon qui traverse son milieu. Je n'ai du moins jamais remarqué un passage ou un pont s'étendant plus loin que la corde et réunissant les deux parties de la plaque en avant de la corde, comme c'est le cas chez la plupart des autres vertébrés. Au contraire, l'extrême pointe de la corde, composée seulement de quelques cellules rabougries, pénètre librement dans l'espace lenticulaire qui sert de passage à l'hypophyse; elle n'est entourée d'aucune espèce d'enveloppe, ensorte que cet espace n'est pas entièrement fermé par du cartilage en arrière (fig. 166). Le bord des parties latérales de la plaque qui est tourné du côté de cet espace ne m'a jamais paru épaissi; j'ai encore moins trouvé une branche montante dans le sillon qui sépare le mésencéphale de l'épencéphale; il m'a au contraire semblé que le bord s'évanouissait peu à peu vers l'espace qui donne passage à l'hypophyse; c'est sans doute pour cette raison que les poissons sont dépourvus de ce renflement cartilagineux que Rathke (*) a appelé *l'anse moyenne* du crâne et qui, chez les vertébrés supérieurs, s'insinue entre le mésencéphale et l'épencéphale.

La séparation de la plaque nuchale en deux parties latérales n'est encore qu'indiquée en arrière entre les deux vessies audi-

(*) Entwicklungsgeschichte der Nat'er (Coluber natrix). Page 73.

tives par la corde, qu'elle apparaît déjà complétement terminée en avant, au moyen de l'hypophyse dont le sac, qui s'étend depuis le mésencéphale jusqu'à la cavité buccale, réunit la base du cerveau à la muqueuse de la bouche. La forme aplatie se perd complétement, et, au lieu d'un cartilage continu, nous avons ici deux bandes cartilagineuses latérales entourant l'hypophyse comme d'un arc, et servant d'appui au mésencéphale (fig. 166 k,. Rathke (*) désigne ces bandes cartilagineuses sous le nom d'*anses latérales* du crâne, et il semble en effet qu'elles sont aussi développées chez la Palée que chez la Couleuvre, tandis qu'elles frappent moins chez les Batraciens, à cause de la forme raccourcie du mésencéphale ; cependant elles ne sauraient pas non plus passer inaperçues chez ces derniers. Chez la Palée elles sont sinon cylindriques, du moins plus arrondies que les deux feuillets de la plaque servant d'appui à l'epencéphale. L'espace qu'elles laissent libre pour le passage de l'hypophyse est beaucoup plus considérable que l'hypophyse elle-même, ensorte que non-seulement le mésencéphale tout entier, mais encore la plus grande partie du prosencéphale, repose sur la membrane étendue entre les anses (la membrane muqueuse de la cavité buccale) et non pas sur du cartilage. L'espace que ces anses latérales circonscrivent, n'est pas rond, mais plutôt allongé et lenticulaire, son plus grand axe étant dirigé d'avant en arrière. Leur largeur est peu considérable relativement à leur longueur : aussi s'adaptent-elles exactement dans les gouttières profondes qui séparent les deux yeux du cerveau (fig. 166).

En avant, les deux anses du crâne se réunissent de nouveau sous le prosencéphale pour ne former qu'une seule plaque indivise qui s'étend jusqu'à l'extrémité antérieure du museau et

(*) Entwicklungsgeschichte der Natter. Pag. 74.

sert d'appui à tous les cartilages et os de la face. La longueur de cette plaque antérieure, que nous appelons la *plaque faciale* du crâne, est bien moins considérable que la longueur des deux anses latérales ou de la plaque nuchale ; en revanche, elle les surpasse toutes deux en largeur et en épaisseur. Elle a probablement une forme plus ou moins cubique, et semble en quelque sorte élargie par ses processus latéraux qui servent d'appui aux yeux (fig. 166).

Le rudiment cartilagineux de la base du crâne se présente par conséquent sous une toute autre forme chez l'embryon que chez le poisson adulte. C'est une bande cartilagineuse étroite relativement à la tête, percée, au milieu, d'un trou arrondi et divisée en arrière en deux parties par la corde dorsale, de manière qu'il ne forme une masse continue qu'en avant. La présence de l'hypophyse et les différens processus qui partent de la base du crâne déterminent les rapports de ces différentes parties avec le système nerveux central et avec les pièces osseuses du crâne adulte. La plaque nuchale sert d'appui à l'épencéphale, les anses latérales au mésencéphale et la plaque faciale au prosencéphale ; la même division se reconnaît aussi dans les appendices du cerveau ou organes des sens, puisque les processus de la plaque nuchale sont essentiellement destinés à l'oreille, ceux des anses latérales à l'œil et ceux de la plaque faciale au nez. Cependant, on observe déjà ici un passage insensible, et tous ces processus, quoique d'abord profondément séparés, se soudent sur les côtés de la tête et finissent par remplir peu à peu les vides, et par former une boîte cartilagineuse continue qui est le crâne.

Le développement cartilagineux le plus remarquable a lieu dans les *processus latéraux de la plaque nuchale* destinés à envelopper l'organe auditif et l'épencéphale. En examinant le crâne d'en bas (fig. 166), on voit de chaque côté de la plaque

nuchale deux ailes rhomboïdales, de substance cartilagineuse, qui naissent en arrière, au dessus du sixième arc branchial, (celui qui, dans le poisson adulte, forme les os pharyngiens), s'élargissent en avant et se terminent en un bord onduleux, au même niveau que la pointe de la corde dorsale et la fausse branchie. Ces deux ailes ne forment pas une masse continue; elles paraissent, au contraire, percées de plusieurs cavités, parmi lesquelles on distingue particulièrement celle du labyrinthe et du vestibule, aux otolithes qui y sont enfermés, tandis que les supports cartilagineux des canaux semi-circulaires se reconnaissent à leur courbure particulière. Il semble même que la transformation en cartilage du blastème qui entoure les canaux semi-circulaires part des parties latérales de ces ailes, en ce sens que l'on voit d'abord naître dans le cytoblastème des bandes cartilagineuses étroites, séparant de larges espaces qui se remplissent peu à peu de cellules cartilagineuses, et déterminant ainsi la forme des canaux semi-circulaires (voy. chap. VI). Mais avant que ces espaces soient remplis, il se forme une paroi cartilagineuse (dont les cellules se voient au fond de fig. 166) qui les recouvre d'en haut, et avec laquelle les cartilages des canaux semi-circulaires se combinent pour composer la masse presque informe d'os et de cartilages qui, chez le poisson adulte, reçoit les parties membraneuses de l'oreille.

Le *processus latéral des anses latérales* est loin de présenter une masse aussi compacte. Il se présente sous la forme d'une croix irrégulière, dont le pilier médian court d'avant en arrière parallèlement aux anses du crâne, entre celles-ci et le bord intérieur de l'œil. Il est très-rapproché de ce dernier et communique en arrière avec le cartilage auditif, et en avant avec le prolongement de la plaque faciale. Il détache au milieu, à l'endroit où les anses latérales du crâne se rapprochent de

nouveau, deux branches latérales, une à l'intérieur qui communique avec les anses du crâne, et l'autre à l'extérieur qui va rejoindre le bord de l'orbite. La plus grande masse de substance cartilagineuse est accumulée au centre du processus, là où les quatre bras se rencontrent; les bras eux-mêmes sont minces et étroits, surtout celui qui est dirigé vers les anses. Le bras postérieur rencontre le cartilage de l'oreille à la base des supports des deux canaux semi-circulaires antérieurs (le supérieur et l'extérieur).

Ce processus n'est pas situé exactement dans le même plan que celui de la plaque nuchale, mais en examinant le crâne d'en bas, on voit qu'il se courbe un peu en dehors et en haut, de manière que la partie de la base du crâne qui correspond aux anses, fait une saillie vers la cavité buccale. Sa forme en croix détermine plusieurs espaces irréguliers, remplis d'un blastème non cartilagineux et recouvert par la membrane muqueuse de la bouche. Le plus grand de ces espaces est limité par le bras inféro-postérieur, par l'anse latérale du crâne et par le cartilage de l'oreille; il est situé à côté du trou de l'hypophyse. L'espace situé en avant de l'hypophyse et limité par le bras intérieur et antérieur, ainsi que par la plaque faciale du crâne, est, au contraire, divisé en deux par la saillie du processus crânien de la plaque nasale.

Le *processus de la plaque faciale* est le seul de cette division qui prenne une part directe à la formation de la base du crâne (fig. 166). Il est peu développé relativement aux autres, petit et en forme de sabre; il part du bord externe de la plaque faciale, et, se continuant en arrière parallèlement aux anses latérales du crâne, il divise en deux parties l'espace situé entre le bras intérieur et le bras antérieur du processus moyen.

Les deux divisions antérieures du cerveau (le prosencéphale et le mésencéphale) ne reposent pas par conséquent sur un

tissu absolument solide, mais bien sur un tissu réticulé de substance cartilagineuse, tandis que l'épencéphale, grâce au développement excessif de la plaque cartilagineuse qui le soutient, ainsi que l'oreille, acquièrent une base très-solide.

La *voûte crânienne* est beaucoup plus difficile à observer que la base du crâne. Nous avons déjà eu l'occasion de faire remarquer ci-dessus que le blastème épais qui précède la substance cartilagineuse est surtout accumulé sur les rétrécissemens intermédiaires entre les divisions du cerveau et les organes des sens. C'est aussi en ces endroits qu'a lieu la première formation des cartilages. Cette formation va progressant d'arrière en avant ; l'épencéphale commence par se recouvrir complétement, tandis que le mésencéphale ne présente d'abord que des bandes cartilagineuses qui entourent l'œil et s'enfoncent entre les deux sillons qui séparent ce dernier du mésencéphale, jusqu'à ce que cette partie du cerveau se trouve aussi complétement recouverte par une plaque cartilagineuse qui est d'abord excessivement mince et délicate. Le prosencéphale se recouvre à son tour d'une enveloppe qui part essentiellement de la plaque faciale. Un antagonisme remarquable nous est offert ici entre l'hypophyse (?, fig. 166) et la glande pinéale (ξ, fig. 153) : tandis que la première pénètre en bas à travers la boîte crânienne en communiquant avec la muqueuse de la bouche, la glande pinéale la dépasse en haut, pour aller communiquer avec la peau, car elle est située dans un trou circulaire de la voûte crânienne, et, quoique ses rapports avec la membrane extérieure qui la recouvre, ne paraissent pas être aussi intimes que ceux de l'hypophyse avec la membrane muqueuse, elle n'en est pourtant séparée que bien tard par l'os frontal, et, même chez le poisson adulte, elle paraît déjà à nu après l'enlèvement de l'os frontal, qui, chez les Truites, ne recouvre pas immédiatement le cerveau.

Il serait tout aussi difficile et inutile de décrire la forme des flancs et de la voûte du crâne que de décrire dans tous ses détails le crâne cartilagineux d'un Requin. Le crâne d'un Requin donne en effet l'idée la plus juste de ce qu'est celui de la Palée un mois après son éclosion (je ne saurais dire les modifications qu'il subit plus tard n'ayant pas réussi à élever mes petites Palées au delà de ce terme); l'enveloppe crânienne entière qui entoure le système nerveux central et les organes des sens, semble former une masse indivise de substance cartilagineuse, moulée, en dedans, sur les contours du cerveau et des organes des sens et présentant en dehors de nombreuses saillies, des cavités et des processus destinés à la fixation des muscles et des autres organes qui en dépendent. Cependant il y a cette différence entre notre poisson et le Requin, que chez ce dernier la boîte du crâne est également solide de toutes parts, tandis que chez l'embryon, les divers processus que nous venons d'indiquer ne sont pas suffisamment larges pour former une boîte complète.

Mes embryons ne sont pas arrivés jusqu'à l'entier développement de tous les différens os. J'ai bien vu, vers la dernière époque de leur vie, des amas de substance osseuse se former dans les cellules de la plaque faciale et des anses du crâne, mais ces amas n'étaient pas assez distincts pour représenter des os isolés. J'aurai par conséquent peu de choses à dire sur les changemens que subissent les différens os du crâne et sur la manière dont ils se forment. Voici ce que j'ai pu observer :

Chez la Palée adulte, une bonne partie du crâne persiste à l'état cartilagineux, même dans un âge très-avancé, et nous démontrerons plus tard, en traitant de l'anatomie de ce poisson, que les parties cartilagineuses prennent une grande part à la formation de la boîte crânienne. Il est vrai que chez la Palée adulte le nombre des os qui participent à la boîte crânienne est peu con-

sidérable ; ce sont particulièrement les diverses ailes du sphénoïde et les occipitaux (N° 5, 8, 10, 11, 14 et 15 des planches de Cuvier) ; le reste de la boîte reste cartilagineux, et le plus grand nombre des os crâniens ne sont représentés que par des plaques reposant à la surface de l'enveloppe cartilagineuse, et qui évidemment ne servent qu'à donner à cette dernière plus de solidité. En effet, les frontaux, les pariétaux, le sphénoïde, le vomer et l'éthmoïde (N° 1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, 16 de Cuvier) ne sont autre chose que des plaques recouvrant le crâne cartilagineux ; aussi les enlève-t-on facilement sans endommager le moins du monde la forme intérieure de la cavité crânienne et sans mettre à nu la moindre parcelle du cerveau. Reichert (*), en appelant l'attention sur ce fait, propose d'envisager ces plaques, non pas comme des os du crâne, mais comme des os du derme ne servant qu'à fortifier l'enveloppe. Mais il est à remarquer, ainsi que nous le verrons en traitant de l'anatomie des Salmones, que plusieurs des os énumérés ci-dessus ne se développent pas à la face supérieure entre la boîte crânienne et la peau, mais bien à la face inférieure de la base du crâne, entre celle-ci et la membrane muqueuse de la bouche, et dont l'ablation n'endommage ni ne met à nu en aucune façon le cerveau. Or, d'après l'opinion de Reichert, il faudrait également les envisager comme des os de la membrane muqueuse et non pas comme des os du crâne. Nous trouvons enfin d'autres os qui présentent un caractère mixte, en ce que la moindre partie de leur substance participe à la formation de la cavité du crâne, tandis que la plus grande partie s'étend en éventail sous la forme d'une plaque protectrice. Les rapports de ces plaques protectrices avec la masse de la substance cartilagineuse ne sont pas les mêmes chez tous les pois-

(*) Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien, nebst den Bildungsgesetzen des Wirbelthier-Kopfes im Allgemeinen von Dr. C.-B. Reichert. Kœnigsberg, 1838. Pag. 212 et suiv.

sons, et l'on peut démontrer que le même os, qui reste à l'état de plaque chez l'un, participe en grande partie à la formation de la boite crânienne chez l'autre, puisqu'il se développe aux dépens de la substance cartilagineuse qu'il recouvre. On est par conséquent forcé de reconnaitre que toutes ces formations osseuses extérieures, que Reichert a voulu séparer du crâne, sont intimement liées à son développement, quoiqu'elles y prennent une part plus secondaire chez l'un que chez l'autre. On peut probablement admettre comme règle générale à cet égard, que dans le principe tous les os du crane, sans exception, sont de semblables plaques protectrices de la boite cartilagineuse du crâne, et que le développement de la substance osseuse a lieu de dehors en dedans; ensorte que plus l'enveloppe crânienne s'ossifie et plus aussi la substance osseuse paraît à la face *intérieure* de la cavité cérébrale, tandis que dans les types inférieurs on remarque peu ou point de substance osseuse à l'intérieur, et seulement des plaques protectrices.

Tout en tenant compte de ces faits, très-importans sans doute, nous devons en même temps faire remarquer combien le crâne du poisson adulte ressemble peu à la conformation primitive du crâne dans l'embryon. Il suffira, pour s'en convaincre, de comparer notre fig. 166 avec les dessins du squelette des Salmones dans la 3[e] livraison de cet ouvrage. Malgré cette dissemblance on n'en retrouvera pas moins dans ces derniers la formation embryonaire, pourvu que l'on consente à faire abstraction des différentes pièces osseuses et cartilagineuses, pour n'avoir égard qu'à l'ensemble.

Lorsque l'on enlève toute la partie supérieure du crâne et que l'on en extrait le cerveau et les labyrinthes des oreilles, on remarque au milieu de la cavité crânienne un trou rond, dans lequel était situé l'hypophyse. Il est évident que les os qui entourent cette cavité sont nés des anses latérales, et que la ca-

vité elle-même n'est que le reste de l'ancien trou entre les anses du crâne, qui donnait passage à l'hypophyse. En partant de la comme d'un point fixe (qui correspond au milieu de l'os sphénoïde principal, N° 6 Cuvier), il nous sera facile d'établir les rapports d'identités suivans : nous reconnaîtrons les anses latérales dans les masses osseuses de la grande aile (Cuvier N° 11) qui entourent la cavité, le processus latéral des anses dans l'arc plus grand qui occupe l'espace entre le cerveau et l'œil, et qui est formé en arrière par la grande aile et en avant par la petite aile (Cuvier N° 14) ; enfin, nous aurons dans le frontal postérieur (Cuvier N° 4) la branche extérieure de ce même processus. Le sphénoïde antérieur (Cuvier N° 15) et le frontal antérieur (Cuvier N° 2) ainsi que les liens cartilagineux qui existent encore entre ces deux os chez le poisson adulte, devront dès-lors être envisagés comme formés de la plaque faciale, et les parties situées derrière la grande aile, comme nées de la plaque nuchale et de son processus auditif.

On le voit, ces divisions empruntées à l'observation de la tête de l'embryon ne correspondent nullement à ce que nous enseignerait l'ostéologie du poisson adulte, si elle ignorait l'histoire des cartilages et du développement embryonique. Il en résulte, en particulier, que le sphénoïde principal est tout aussi bien une plaque protectrice pour la face inférieure que les frontaux le sont pour la face supérieure du crâne. Il déborde toutes les autres divisions embryonaires, puisque, naissant au milieu de la plaque nuchale, il s'étend bien avant jusque dans la plaque faciale. Une anomalie semblable existe dans les deux ailes de l'os sphénoïde (N° 11 et 14) ; car la suture qui unit ces deux os correspond exactement au milieu des deux anses latérales du crâne ; on pourrait en conclure que les grandes ailes sont nées en partie de la plaque nuchale, et les petites en partie de la plaque faciale. De semblables contradictions se manifestent

encore dans la plupart des autres os, et il s'en faut de beaucoup que toutes les sutures correspondent au point où elles devraient être d'après les divisions embryonaires du crâne.

Ces faits doivent exercer une influence majeure sur les considérations philosophiques que l'on peut tirer de l'observation de la structure du crâne et de la composition de sa charpente. Nous ne pouvons donc pas nous dispenser de dire quelques mots sur ce sujet, d'autant plus que l'étude de l'embryologie nous a conduit à des opinions assez différentes de celles qui dominent généralement.

A la suite des recherches nombreuses des anatomistes allemands et français, on s'est peu à peu familiarisé avec l'idée de considérer le crâne comme un prolongement de la colonne vertébrale. On a prétendu que le crâne entier se laissait ramener à des vertèbres, et qu'il en était par conséquent composé. Mais l'on ne s'est pas borné à ces généralités, on a encore voulu trouver dans tous les os de la tête, des parties ou des rudimens de vertèbres, et le nombre des vertèbres et les pièces qu'on leur rapporte ont donné lieu à de fort longues discussions sans que l'on ait réussi à s'entendre. Une utilité réelle est cependant résultée de ces contestations ; c'est que l'on a étudié avec beaucoup plus de soin qu'on ne l'avait fait auparavant le crâne des vertébrés en général. Mais l'embryologie qui, seule, eût pu donner des renseignemens positifs n'a été que trop négligée, quoique l'on ait invoqué souvent les observations faites sur les embryons d'animaux supérieurs pour tenter la solution du problème.

Nous trouvons dans la formation des vertèbres trois momens principaux qu'il importe de bien distinguer (je ne m'occupe ici que des corps de vertèbres et non pas des apophyses), savoir : leur formation sous forme *d'anneau* ou de *demi-anneau*, autour de la corde dorsale ; leur développement *dans* la gaîne

ou *sur* la gaîne de la corde dorsale ; et l'apparition de *divisions vertébrales*, qui précèdent celles des vertèbres solides dans les parties molles de l'embryon. Essayons de poursuivre ces trois phases dans leur succession, et voyons si elles se retrouvent sur le crâne à une époque quelconque.

Plus nous remontons vers l'origine de l'embryon et plus les trois *divisions primitives* de la tête, telles qu'elles sont déterminées par la triplicité du cerveau, des organes des sens et par les divisions de la base cartilagineuse du crâne, sont distinctes. Mais si l'on ne peut méconnaître ces divisions primitives, il suffit d'un coup-d'œil jeté sur l'embryon, pour s'assurer qu'elles résultent plutôt du groupement des divers organes, que d'une séparation morphologique comme celle qui détermine les séparations vertébrales. Les divisions vertébrales cessent à quelque distance de l'oreille et elles sont si bien caractérisées, les premieres comme les dernieres, qu'il serait difficile de les méconnaître si elles existaient effectivement sur le crâne. D'ailleurs elles sont construites sur un tout autre plan que les différentes régions de la tête et ses processus. Il suffira d'examiner un instant les figures qui représentent les projections de la membrane germinative et les divisions primitives du crâne, telles que les montre en particulier la pl. 5, et de les comparer avec les figures des autres planches qui représentent les divisions vertebrales primitives pour n'avoir aucun doute à cet égard. Je suppose même que cet examen comparatif sera plus parlant que ne pourrait l'être une longue analyse ; aussi croyons-nous pouvoir poser en fait, *que le crâne de l'embryon ne présente pas, comme le tronc, des divisions vertébrales.*

Nous trouvons dans la *corde dorsale*, cette partie caractéristique de l'embryon des vertébrés, une autre raison de rejeter l'opinion dominante. La corde dorsale nous fait faire un pas de plus vers le crâne, puisqu'elle nous révele dans la plaque

nuchale une vertebre de plus. Partout et chez tous les embryons, elle s'étend jusque entre les deux vessies auditives, mais jamais au delà, et c'est vouloir faire violence à la vérité au profit d'une opinion préconçue, que de prétendre, comme l'a fait un auteur récent, qu'on peut la poursuivre jusque dans la plaque faciale du crâne. Je reconnais que nous sommes obligés d'admettre la formation de vertebres aussi loin que s'etend la corde dorsale, puisqu'elle ne se montre nulle part sans donner lieu à des divisions vertébrales, et que nulle part il ne se forme des vertebres sans l'apparition préalable de cet organe, à l'exception toutefois des vertebres de la tête qui sont précisément celles que nous nous refusons d'admettre comme vertebres. Rathke (*) a donc, selon nous, parfaitement raison, lorsqu'il range la corde dorsale parmi le petit nombre de criteres qui doivent faire distinguer les vertébrés des invertébrés. Nous devons dès-lors envisager la plaque nuchale comme une véritable vertebre, modifiée, il est vrai, dans sa formation et son développement par ses fonctions particulieres. Or, comme la corde dorsale cesse avec la plaque nuchale, nous ne pouvons plus envisager comme vertèbres les parties de la tête qui sont au delà, telles que les anses latérales du crâne et la plaque faciale, puisqu'elles n'ont aucun rapport avec la corde.

Considérons enfin la formation des corps de vertebres comme *anneaux* complets ou *demi-anneaux*, en faisant abstraction de la gaine cordale. Il résulte de la description que nous avons donnée ci-dessus de la plaque nuchale, que cet organe a la même origine et la même destination que les autres vertebres, et qu'il doit par conséquent être envisagé comme une véritable vertebre; (nous verrons plus bas pourquoi il n'est pas séparé des autres parties de la tête par une division transversale analogue

(*) Bemerkungen uber den Bau des Amphioxus lanceolatus. Kœnigsberg. 1841.

aux autres divisions vertébrales). Mais peut-on imaginer quelque chose qui ressemble moins à une vertèbre que les deux anses latérales du crâne? Qui a jamais vu une vertèbre percée d'un trou vertical par le milieu? La plaque faciale est encore bien plus dissemblable. Aussi suis-je convaincu qu'il est impossible, même avec la meilleure volonté du monde, de trouver dans ces organes la moindre preuve en faveur de l'opinion que je combats.

Je me résume, et je dis qu'il n'existe dans le crâne qu'une seule vertèbre, la vertèbre occipitale; tout ce qui est en avant doit être envisagé comme un prolongement de cette vertèbre destiné, comme la vertèbre occipitale elle-même, à servir d'appui aux organes des sens et particulièrement à l'oreille. C'est pourquoi cette vertèbre est incomplète en avant, et de même que la dernière vertèbre caudale n'est séparée des autres qu'en avant, son extrémité postérieure étant en même temps l'extrémité de l'animal entier, de même, nous devons envisager la vertèbre occipitale comme limitée seulement par l'extrémité antérieure de la tête. Enfin, ce qui corrobore encore l'opinion que nous venons d'émettre sur l'interprétation qu'il faut donner à la construction du crâne, c'est l'observation qu'on a faite sur le *Branchiostoma lubricum* Costa, (l'*Amphioxus lanceolatus* Yarrell), le plus imparfait de tous les vertébrés. Il est possible que dans ce singulier Cyclostome, la vertèbre de la tête existe; dans ce cas, elle est sans doute modifiée; mais le prolongement de cette vertèbre en tête n'existe pas, puisque les anses latérales et la plaque faciale, ainsi que le cerveau et les organes des sens manquent complètement. L'Amphioxus lanceolatus est un vertébré sans tête, qui n'a des vertèbres que la corde dorsale et les divisions vertébrales primitives.

4° DÉVELOPPEMENT DES PARTIES SOLIDES DU SYSTÈME VISCÉRAL.

Nous réunissons sous ce chef toutes les parties cartilagineuses ou osseuses qui, dans le poisson, servent à former et à protéger les organes de la tête qui président à la nutrition et à la respiration, c'est-à-dire l'appareil maxillaire et l'appareil branchial avec la langue et le système operculaire. Nous croyons avec d'autant plus de raison pouvoir réunir ces différens groupes d'os sous le simple nom de pièces viscérales de la tête, qu'ils ne sont pas séparés d'une manière bien distincte durant le développement embryonique.

Les parties cartilagineuses qui supportent la bouche et la cavité branchiale se développent assez tard, comme en général les bases cartilagineuses de la tête. Cette solidification tardive est en rapport intime avec la grande mobilité de la conformation de la face, car ce sont précisément ces parties qui, à l'époque de l'éclosion de l'embryon, ressemblent le moins à ce qu'elles seront dans l'âge adulte. Néanmoins l'interprétation de ces différentes pièces cartilagineuses offre bien moins de difficultés que celles du crâne, par la raison fort simple que la composition embryonaire primitive ne se trouve pas masquée ou modifiée par une ossification postérieure sous la forme de plaques et de centres d'ossification irréguliers, comme cela a lieu pour le crâne. A l'exception de quelques os plus ou moins intimement liés au crâne, chaque cartilage correspond déjà à l'os qui s'en développera par la suite.

Les os qui se montrent lorsqu'on ouvre la gueule d'un Salmonide sont : à la partie supérieure, les intermaxillaires (N° 17, Cuvier) et les maxillaires supérieurs (N° 18), formant un arc armé de dents; plus loin l'os palatin (N° 22), également armé, avec l'os ptérygoïde (N° 25) qui est dépourvu de dents.

et au milieu de ces deux arcs, formant une espèce de carène médiane, le vomer armé (N° 16), auquel succède le corps du sphénoïde (N° 6), qui ne l'est pas.

Nous avons déjà insisté plus haut, en traitant de la structure du crâne, sur l'importance de ce dernier os comme revêtement des anses latérales du crâne, et l'on peut également trouver dans la fig. 166 la base cartilagineuse des autres os formant le toit de la cavité buccale. La plaque faciale du crâne correspond évidemment par ses proportions à tous les os et cartilages qui, chez le poisson adulte, composent le vomer, l'intermaxillaire et l'ethmoïde, et il paraît, que cette charpente osseuse si complexe est le résultat d'une séparation postérieure, ou bien de la formation de plaques osseuses protectrices; car en faisant une coupe longitudinale du crâne d'une Palée adulte, on voit que tous ces os ne sont que des os plats, recouvrant un noyau cartilagineux, dans l'excavation duquel sont situées les cavités nasales. Les processus latéraux de la plaque faciale donnent probablement naissance aux palatins et ptérygoïdiens internes; peut-être aussi les processus latéraux des anses médianes du crâne prennent ils part à leur formation. Les maxillaires supérieurs et peut-être aussi les intermaxillaires, que je n'ai jamais vus dans mes embryons sous la forme de pièces osseuses ou cartilagineuses à part, ne sont pas, à ce qu'il paraît, en rapports aussi intimes avec la plaque faciale, mais semblent au contraire se former d'un blastème particulier, et, si je ne me trompe, le maxillaire supérieur se transforme immédiatement en os, sans avoir préalablement passé par l'état cartilagineux, ou bien sa place est occupée dans l'embryon par une plaque cornée, qui ferait par la suite place au véritable maxillaire supérieur. En tout cas, il est de fait qu'avant qu'il existe la moindre trace de véritables cartilages dans la partie antérieure du crâne, on aperçoit, à quelque distance du bord extérieur de la lèvre su-

périeure, de chaque côté une carene en forme de S qui fait une forte saillie à l'intérieur et oppose une bien plus grande résistance à la pression que toutes les autres parties de l'embryon (15 fig. 166). Ces carenes ont l'air de se toucher sur la ligne médiane; au moins il semble qu'un pli de la membrane muqueuse les réunit, et sous le microscope, elles semblent aussi claires et aussi transparentes qu'une lame solide et incolore. Je ne saurais dire de quelle maniere elles naissent; ou bien je n'en voyais aucune trace, ou bien elles étaient déja complétement développées. Il est évident qu'elles occupent la place du maxillaire supérieur, et, en effet, l'embryon nouvellement éclos s'en sert comme d'un organe de préhension pour saisir et entamer sa proie. Mais ne seraient-elles pas peut-être une armure provisoire de l'embryon dépendant du système dermoïdal et disparaissant plus tard? C'est ce dont je n'ai pu m'assurer d'une maniere certaine, mes embryons ne s'étant pas conservés assez longtemps pour me permettre de poursuivre cette métamorphose. En tout cas, l'analogie parle en faveur d'une pareille armure provisoire, car nous savons qu'il existe chez les Batraciens des dents cornées particulieres, formées du systeme dermoïdal; nous savons aussi que les serpens ont de véritables dents embryonaires et les poulets un revêtement corné de la levre supérieure, qui tous disparaissent quelque temps apres l'éclosion.

L'appareil qui ferme en bas la cavité buccale forme un systeme de pieces osseuses qu'il serait difficile de séparer sans faire violence à la nature : ce sont le maxillaire inférieur et ses différentes pieces, les arcs osseux attachés aux os de la langue, et enfin les os temporaux (N° 26, 27, 23, 31 de Cuvier), qui sont intercalés entre les mâchoires et les os qui font partie de l'appareil operculaire.

Le maxillaire inférieur se montre, chez l'embryon, sous la forme de deux bandes cartilagineuses en forme de S, que dé-

borde le bord antérieur de la lèvre (fig. 167). Par leur forme, ces deux bandes ressemblent beaucoup aux deux carènes du maxillaire supérieur ; cependant elles s'en distinguent par leur composition, car elles ne contiennent que des cellules cartilagineuses, et par le rapprochement plus complet des deux arcs qui sont disposés de telle manière que lorsque la bouche se ferme, les maxillaires inférieurs ne rencontrent pas les supérieurs, mais bien l'espace circonscrit par ces derniers. Ces bandes maxillaires sont presque cylindriques et ressemblent beaucoup aux mâchoires des Requins. Leur extrémité antérieure se rencontre en formant un arc ; leur extrémité postérieure au contraire, semble s'articuler avec deux pièces cartilagineuses cylindriques qui se prolongent vers l'appareil operculaire. Je n'ai pas pu, à cause du bas-âge de mes poissons, savoir si ces pièces correspondent au jugal et au tympanique (N° 26 et 27 Cuvier), et si par conséquent la bande cartilagineuse du maxillaire inférieur se divise ultérieurement pour former ces diverses parties, ou bien si ces bandes cartilagineuses constituent déjà la partie articulaire du maxillaire inférieur, en sorte que le jugal et le tympanique ne feraient que se consolider plus tard. L'analogie que présentent, sous ce rapport, les Plagiostomes, chez lesquels le maxillaire inférieur cartilagineux se compose d'une seule pièce me fait pencher pour la première opinion. Le maxillaire inférieur commence au reste à s'ossifier de très-bonne heure, et l'on voit se former, dans les cellules cartilagineuses et autour d'elles, des dépôts opaques de substance osseuse, lorsqu'il n'en existe encore dans aucun autre os ; mais la plus grande partie du cartilage reste encore en forme de bâton rond dans la cavité de la mâchoire inférieure chez l'adulte, de sorte que dans cet os aussi l'ossification semble vouloir imiter la formation du crâne, en formant une plaque protectrice en dehors du véritable cartilage embryonaire.

On voit apparaître derrière le maxillaire inférieur une longue pièce cartilagineuse impaire, occupant tout l'espace entre celui-ci et les nageoires pectorales. De cette pièce, qui ferme la partie inférieure de la cavité viscérale de la tête, partent six bandes cartilagineuses cylindriques, qui, en s'arquant en haut, déterminent en quelque sorte autant de cercles qui entourent la cavité buccale. Ces arcs, par suite de la forme infundibuliforme de cette cavité, se raccourcissent insensiblement d'avant en arrière. Cinq de ces arcs atteignent seuls la base cartilagineuse du crâne, et s'y fixent aux côtés de la plaque nuchale. Le plus grand, qui est le premier, vient aboutir au revêtement extérieur de la peau où il rencontre l'appareil operculaire, complétant ainsi l'anneau qui entoure la cavité viscérale. En avant de ce premier arc, la carène médiane est fortement enflée en forme de chapeau, dont la convexité pénètre dans l'espace circonscrit par le maxillaire inférieur (fig. 167). En tenant compte de cette forme particulière du premier arc et de la position des parties environnantes, on arrive facilement à l'interprétation de ces bandes cartilagineuses. La carène impaire représente toute la série d'os et de cartilages qui, chez le poisson adulte, porte les arcs branchiaux et les os pharyngiens, depuis l'os lingual jusqu'au dernier cartilage hyoïdien (N° 41, 53, 54, 55 Cuvier); le premier arc forme les deux bras latéraux de l'os hyoïde (N° 37, 38, 39, 40 Cuvier); les quatre arcs suivans sont les véritables arcs branchiaux, portant les branchies. Le dernier petit arc enfin forme l'arc pharyngien, qui perd ses rapports primitifs avec la respiration dans le poisson adulte, tandis qu'il porte de véritables feuillets branchiaux chez l'embryon. Tous ces arcs, en naissant, ne sont composés que d'une seule pièce qui est une bande cartilagineuse cylindrique; mais ils s'articulent d'une manière mobile avec la plaque nuchale du crâne d'une part (fig. 166) et

avec la carene linguale de l'autre (fig. 167). De même aussi la carene entiere avec l'os lingual ne forme qu'une seule et même piece. La mobilité de l'appareil entier n'en est pas pour cela moindre que dans le poisson adulte, à cause de l'elasticité des pieces cartilagineuses. Plus tard, l'ossification des différentes parties nécessite des facettes articulaires particulieres, et les os, pour conserver leur mobilité, sont obligés de se diviser en plusieurs pièces.

Quant aux *pieces operculaires* (14), leurs rudimens remontent aux premieres époques de la vie embryonique, mais leur développement n'a lieu que fort tard. Avant que les fentes branchiales proprement dites n'apparaissent, on voit, à quelque distance de l'œil, sur le côté du cou, une duplicature de la peau d'abord tres-peu saillante, mais séparée du corps par une fente qui pénetre profondément dans l'interieur, et ressemble, à s'y méprendre, à une fente branchiale (fig. 42, 46, 49, 51, 55, 56, 57 *h*). Cette duplicature est d'abord située au milieu de l'espace entre l'œil et l'oreille, ensorte qu'elle sépare la partie étroite du cou, dans laquelle se forment les arcs branchiaux, de la tête qui est plus large. A cette époque, la fente est encore perpendiculaire à l'axe de l'embryon, ainsi que cela se voit surtout bien d'en haut (fig. 55) ; mais peu à peu la duplicature se déploie en arriere, dépasse les véritables fentes branchiales qui s'étaient formées en attendant, et devient ainsi le premier rudiment membraneux de l'opercule ; la fente qui la séparait des branchies elles-mêmes, devient par là de plus en plus parallele à l'axe embryonaire. J'ai vu ainsi de la maniere la plus distincte ce revêtement membraneux, qui, en haut et en bas passe immédiatement à la peau, s'étendre en arriere, recouvrir l'une apres l'autre les branchies (fig. 84, 85, 153, 154, 155) et atteindre peu à peu ses dernieres limites au dessous de l'oreille. Au moment de l'éclosion de l'embryon, il n'y a que deux bran-

ches qui soient recouvertes ; mais six semaines après, l'opercule a atteint son dernier développement (fig. 89). C'est alors seulement que l'on voit les diverses pièces qui le composent, ainsi que les rayons de la membrane branchiostègue, se dessiner sur ce revêtement qui, jusque là, n'était que membraneux.

Ce développement est très-facile à poursuivre, et il n'en faut pas davantage pour prouver de la manière la plus évidente que les os de l'appareil operculaire n'ont pas le moindre rapport avec l'organe auditif, mais appartiennent exclusivement au système dermoïdal. L'opinion entièrement erronée qui voudrait paralléliser les os operculaires avec les petits os de l'oreille chez les animaux supérieurs, se trouve par conséquent condamnée d'une manière tout aussi absolue par les faits embryologiques que par les résultats de l'anatomie comparée.

5° DÉVELOPPEMENT DES ORGANES LOCOMOTEURS EXTÉRIEURS.

Parmi les organes locomoteurs des poissons, les uns appartiennent au type général des organes locomoteurs des vertébrés, bien que modifiés par la destination particulière qui leur est assignée ; ce sont les *nageoires pectorales* que l'on peut envisager comme correspondant aux extrémités antérieures des vertébrés supérieurs, et peut-être aussi les *nageoires ventrales* qui pourraient être les analogues des extrémités postérieures. Les *caudales*, les *dorsales* et les *anales*, en revanche, n'entrent point dans le plan général des extrémités ; ce sont des organes particuliers dont la formation dépend du genre de vie particulier de l'animal. Nous verrons pourquoi l'on pourrait aussi envisager les nageoires ventrales, que l'on prend généralement pour les extrémités postérieures, comme des organes particuliers, propres aux poissons seulement.

Le rudiment de la nageoire pectorale (*p*) apparaît de très-bonne heure dans l'embryon. Peu de temps après la formation

du cœur, on découvre derrière le petit bouton que forme le rudiment de cet organe, un second renflement qui empiète sur l'espace péricardial sous la forme d'un triangle arrondi (fig. 36 et 137 μ). Peu à peu, la base de ce lobe saillant se détache; son bord extérieur s'arrondit et il prend la forme d'un carré à angles obtus (fig. 38). Jusque-là, la nageoire avait été inclinée en bas; maintenant elle se relève, probablement par le raccourcissement de la base qui la tenait fixée au corps de l'embryon et qui commence à devenir plus solide. C'est maintenant un organe en forme d'aile, arrondi en haut et formant en bas un angle pointu en se perdant dans le derme, là où le ductus Cuvieri regagne le cœur. Avant de s'être relevé, la nageoire a quelque ressemblance avec le lobe assez large et informe qui représente, dans l'embryon de la poule, le rudiment de l'extrémité antérieure. A cette époque, on n'observe encore aucune division dans l'organe; c'est une masse uniforme de petites cellules embryonaires grenues, recouvertes par les grandes cellules de l'épiderme, qui sont ici particulièrement distinctes. Mais dès que le rudiment de la nageoire se détache, il commence à être soumis à un mouvement tremblotant continuel, et quelquefois l'embryon s'en sert pour donner de violens coups, lorsqu'il veut se tourner dans l'œuf; à partir de cette époque, on commence aussi à reconnaître dans l'organe deux parties distinctes, une partie centrale épaisse et une partie périphérique plus mince (fig. 42, 46, 56, 142). La *périphérie* est parfaitement transparente, et, vue sous un fort grossissement, elle se montre composée de grandes cellules épidermoïdales, qui, étant rangées en cercles sur les rayons d'un centre commun, lui donnent une apparence crénelée et onduleuse. La *partie centrale* est bien aussi recouverte de cellules dermoïdales; mais l'on remarque dans son intérieur une accumulation épaisse de cellules embryonaires très-serrées qui, pour la plupart,

se sont déjà dissoutes en un cytoblasteme secondaire. La périphérie s'étend très-rapidement en arrière et ses dimensions dépassent bientôt celles de la partie centrale. Une rangée de cellules en forme de rosette succède à l'autre (fig. 66), et leur agglomération est si distincte, même sous un faible grossissement, que je les pris, dans l'origine, pour des écailles. Bientôt ces lignes s'effacent de nouveau par la fusion des cellules, et l'on voit apparaître, dans la partie périphérique, les premiers indices des rayons qui sont disposés comme de fines lignes ombrées autour d'un centre (fig. 71) (nous décrirons le développement de ces rudimens de rayons en traitant des nageoires impaires). Avec les premiers indices des rayons, l'organe entier change de forme, et de semi-circulaire qu'il était, il prend une forme plus spatuliforme qu'il conserve dans le poisson adulte, et si sa forme est plus ronde au moment de l'éclosion elle n'en a pas moins le même contour qu'elle présente dans le poisson adulte; le petit poisson la relève latéralement et la maintient dans un mouvement continuel (fig. 85, 88 et 89). La *partie centrale* que nous venons de mentionner ci-dessus ne grandit pas dans la même proportion que les rayons, et le développement semble s'y concentrer dans le tissu intérieur. Nous avons dit qu'elle se distingue de bonne heure par l'opacité de son blasteme épaissi, comparé à la transparence de la partie extérieure qui correspond aux rayons; bientôt, en effet, l'on voit se développer en elle des cellules cartilagineuses qui s'étendent horizontalement, et qui, par leur disposition régulière, ne le cèdent en rien aux cellules des plantes. Aussi longtemps que la base de la nageoire est à l'état cartilagineux, il n'y a qu'une seule plaque simple et indivise, et de même que dans le crâne, la division ne s'opère qu'avec l'ossification. La ceinture thoracique qui porte la nageoire pectorale et sépare les branchies et le péricarde de la cavité ab-

dominale paraît se développer de la même manière que le maxillaire, supérieur. On l'aperçoit de très-bonne heure, sous la forme d'un pli saillant de la peau, à l'extérieur du ductus Cuvieri, dont elle suit la direction, en descendant le long du bord antérieur du vitellus, depuis le dos jusque vers l'angle postérieur du péricarde. Entre cette ceinture et l'opercule, qui est encore imparfait, se voient les branchies non recouvertes et le cœur (fig. 142, 71, 85, 89 et 90). A mesure que le vitellus s'éloigne de la région du cœur, l'angle que les ceintures thoraciques forment en se réunissant sous le cœur devient plus saillant (fig. 88, 89 et 90). La branche horizontale de l'humerus (N° 48 de Cuvier) qui recouvre latéralement le cœur, n'apparaît, à ce qu'il paraît, que plus tard, de même que la ceinture qui, d'abord indivise, se partage en plusieurs pièces lorsque survient l'ossification.

Les *nageoires impaires*, savoir la dorsale, l'adipeuse, l'anale et la nageoire embryonaire du ventre naissent toutes d'une nageoire continue, qui entoure toute la circonférence postérieure du poisson à l'état d'embryon et n'est interrompue que par l'anus. Nous nous arrêterons plus longuement sur la transformation insensible de cette nageoire simple en plusieurs nageoires verticales, lorsque nous traiterons de la forme du poisson en général, et nous nous bornerons à décrire ici le développement des rayons aussi loin qu'il nous est connu. On ne distingue d'abord, comme dans le bord de la nageoire pectorale, que les grandes cellules dermoïdales qui ne sont qu'une duplicature du derme ; mais bientôt l'on remarque, entre les deux feuillets de cette duplicature, une quantité de petites cellules transparentes, sans noyau, qui forment parfois des rangées régulières, mais souvent aussi sont irrégulièrement accumulées. Ces cellules ne tardent pas à perdre leur forme globuleuse ; elles se ramifient de tous côtés, et parfois

d'une manière si prononcée que le corps de la cellule disparait presque complètement (fig. 142). J'ai rarement vu, même dans les cellules de piment que l'on cite comme étant les plus irrégulières, des passages aussi variés de la forme globuleuse à celle de cellules ramifiées. Cette ramification des cellules part du corps et s'étend vers le bord de la duplicature ; là les cellules ramifiées ne forment que des réseaux isolés, tandis qu'elles constituaient une masse épaisse composée de plusieurs couches superposées près du corps. Peu à peu les branches latérales de ces ramifications disparaissent, et il ne reste qu'une ramification verticale en haut et en bas ; une partie des cellules se réunit en lignes continues, tandis que les autres disparaissent, et l'on voit ainsi se former des rayons linéaires qui divergent en dehors, mais qui se confondent en un seul tronc vers la base. Chaque fibre d'un rayon de nageoire se compose de plusieurs rangées linéaires de cellules, et il est plus que probable que les différens renflemens que l'on observe dans les rayons du poisson adulte, sont les indices des cellules primitives qui se sont juxtaposées. A la base du rayon, toutes ces fibres sont confondues.

Les *ventrales* n'apparaissent que longtemps après l'éclosion ; leur apparition se manifeste de chaque côté de l'intestin par deux petits prolongemens de la peau à côté de la nageoire ventrale embryonaire (fig. 89) ; prolongemens que l'on distingue fort bien dans les coupes transversales sous la forme de deux petits lobes (fig. 94). On y reconnait, comme dans les pectorales, les deux parties principales, la base ou le tronc et les rayons ; mais ce n'est qu'après plusieurs mois qu'elles prennent leur véritable forme et leur taille relative. Jamais il n'existe la moindre communication entre ces nageoires et le reste du squelette, comme cela a lieu pour la ceinture des pectorales. C'est pour cette raison, comme aussi à cause de leur po-

sition variable, que je penche à considérer les ventrales comme des organes locomoteurs propres aux poissons, et non pas comme les vrais analogues des extrémités postérieures des vertébrés supérieurs, attendu que ces dernières, alors même qu'elles sont à l'état rudimentaire, comme chez certains serpens, communiquent cependant toujours avec la colonne vertébrale au moyen d'os pelviques, et occupent toujours la même place sur les côtés de l'anus, ce que l'on ne saurait dire des ventrales des poissons. Si malgré ces considérations on voulait persister à envisager ces organes comme des extrémités postérieures, on ne pourrait, en tout cas, considérer leur base comme un rudiment pelvique; on pourrait tout au plus y voir un pied rudimentaire.

6° DÉVELOPPEMENT DU TISSU CARTILAGINEUX.

Le tissu cartilagineux est en général d'une grande importance dans l'histoire embryologique, à cause de la facilité avec laquelle on distingue ses cellules, la grande solidité de ces mêmes cellules et des métamorphoses particulières qu'elles subissent. Chez les poissons, le développement de ce tissu paraît être beaucoup plus simple que chez les animaux supérieurs où il est quelquefois très-compliqué.

Partout où il y aura des cartilages, leur position est indiquée d'avance par une grande quantité de cellules embryonaires, qui sont ordinairement si serrées, qu'on reconnaît facilement leur accumulation sous le microscope, à leur plus grande opacité. Peu à peu ces cellules se confondent; leurs parois et leurs noyaux disparaissent et il ne reste qu'un tissu épais rempli de corpuscules moléculaires, qui ne trahit aucun vestige d'une structure celluleuse. C'est dans cet épais blastème, résultat de la fusion des cellules embryonaires et qui est par conséquent un véritable *cytoblastème secondaire*, que les cellules cartila-

gineuses apparaissent de la manière suivante : de petites vésicules transparentes et limpides, entourées chacune d'une enveloppe particulière, se montrent d'abord à une certaine distance les unes des autres, absolument comme les cellules de la corde dorsale (voyez p. 100), mais sans avoir jamais cette apparence parfaitement limpide et vitrée qui caractérise les cellules de cette dernière, car elles contiennent pour la plupart un noyau. Bientôt elles acquièrent une taille telle, qu'elles se touchent et, suivant leur juxtaposition, échangent leur forme ronde contre une forme polyédrique ; cependant la substance intercellulaire est encore visible sous un fort grossissement et se présente sous la forme de bandes étroites entre les parois des cellules. Le noyau affecte alors, dans la plupart des cellules, la forme d'un corpuscule arrondi, grisâtre, délicatement circonscrit et ordinairement adhérent à la paroi de la cellule. Je n'ai pu savoir si ce noyau naissait avec ou après les parois cellulaires, car il est très-difficile à distinguer, les cellules cartilagineuses étant beaucoup plus petites chez les poissons que chez les animaux supérieurs.

Dès que les cellules cartilagineuses en sont arrivées au point que leurs parois se touchent de tous côtés, de manière à limiter leur développement ultérieur, leur intérieur subit des modifications particulières qui rendent les cellules primitives presque méconnaissables. Leurs parois se confondent si intimement entre elles et avec la substance intercellulaire que l'on ne distingue plus d'enveloppe particulière. Mais cette fusion s'opère d'une manière moins simple qu'on ne le pense : ce ne sont pas seulement les parois des cellules qui disparaissent en permettant à la substance intercellulaire et aux parois de se confondre ; on remarque préalablement un épaississement des parois au moyen d'un dépôt de substance plus solide à la face intérieure, et l'on croirait parfois que ce dé-

pôt est très-concentré et qu'il revêt toute la face intérieure des cellules. Quelquefois aussi la paroi celluleuse n'est épaissie que d'un côté, et l'autre semble persister dans sa minceur primitive (fig. 163). Lorsque la fusion s'opère en dernier lieu du côté épaissi, on voit le reste de l'enveloppe cellulaire recouvrir le pourtour intérieur comme d'un chapeau. La cavité cellulaire est toujours très-marquée, opaque, à bord foncé dans ses parois épaissies; elle paraît vide, et, tandis qu'avant l'épaississement de la paroi celluleuse toute la cavité était remplie d'une gélatine très-serrée, il s'est maintenant formé un vide qui est entouré de couches plus solides, confondues avec la paroi cellulaire. Il est probable que c'est la matière plastique contenue dans la gélatine des cellules qui est employée à la formation de ces nouvelles couches. Cet épaissement des parois des cellules cartilagineuses, qui a lieu en même temps que leur cavité se vide, me paraît être un procédé tout-à-fait semblable à celui qui est connu dans la physiologie végétale sous le nom de lignification des cellules végétales; le contenu cellulaire, d'abord liquide, se dépose contre la paroi de la cellule, tandis que la cellule elle-même se dessèche et devient creuse. Cependant la dessication n'est pas aussi considérable que dans les cellules des plantes; c'est plutôt un simple épaissement du contenu primitivement liquide. Les noyaux disparaissent pendant ces modifications sans laisser aucune trace de leur présence. J'ai cru d'abord qu'ils s'étendaient, devenaient creux et remplaçaient ainsi la cavité cellulaire, ce qui expliquerait pourquoi les cavités, d'abord opaques, deviennent transparentes. C'est en effet de cette manière que les choses semblent se passer chez les Batraciens, mais quant aux poissons, comme on ne rencontre pas chez eux de forme intermédiaire, je crois qu'il faut chercher une autre interprétation du phénomène.

Grâce au développement que nous venons d'indiquer, le cartilage en est bientôt au point que l'on n'y reconnaît plus de cellules, mais seulement quelques cavités. Dans les cartilages qui s'ossifient, les choses n'arrivent pas à ce point, car le dépôt de sels calcaires, qui rend les os solides et rigides, commence avant que cette dernière période du développement des cartilages n'ait lieu. Je n'ai pas poursuivi assez loin l'ossification pour pouvoir m'étendre sur ce sujet, mais je ne puis m'empêcher de signaler ici un vaste champ pour les recherches futures : on sait qu'il n'est pas encore entièrement démontré que les soi-disant *corpuscules osseux* ou accumulations ramifiées de calcaire que l'on rencontre dans tous les os, soient des noyaux de cellules creux ou des cavités cellulaires d'où partent des canaux poriques remplis de calcaire ; mais tous les observateurs sont d'accord pour convenir qu'ils se développent dans l'intérieur des cellules ; chez les poissons, au contraire, les accumulations de calcaire semblent se former en dehors des cellules dans la substance intercellulaire. Les plus vieux embryons que j'ai vus, m'ont montré dans la mâchoire inférieure, dans les anses latérales et dans la plaque faciale du crâne, des masses grenues foncées (fig. 166, 167) qui, évidemment, n'avaient pas été déposées dans l'intérieur des cellules cartilagineuses, mais bien à la face extérieure des parois celluleuses, dans la substance intercellulaire même. Ces masses opaques étaient-elles réellement des dépôts de substance calcaire? C'est ce que je ne saurais affirmer d'une manière positive ; mais nous verrons dans l'anatomie générale des os du poisson adulte, qu'il y a des faits qui parlent en faveur de l'existence d'accumulations de sels calcaires en dehors des cellules.

Le développement des cellules cartilagineuses et leur transformation en substance osseuse ont lieu d'une manière beaucoup plus simple chez les poissons que chez les animaux supé-

rieurs, entre autres les Batraciens. On ne voit pas que dans les Salmones les noyaux deviennent creux, ni que les cellules cartilagineuses primitives disparaissent entièrement pour faire place à une seconde et peut-être à plusieurs générations de cellules dont l'une remplacerait l'autre, comme c'est le cas chez les Batraciens. Toutes les métamorphoses se bornent ici au simple épaisisssement et à la fusion de la paroi celluleuse, qui chez les Batraciens n'est que le premier pas vers des métamorphoses plus complètes.

CHAPITRE VIII.

DÉVELOPPEMENT DE LA PEAU ET DES MUSCLES.

L'un des caractères particuliers du germe consiste dans la formation d'un *revêtement celluleux général*, composé de grandes cellules transparentes en pavé, qui recouvrent non seulement l'embryon mais encore le vitellus entier. A mesure que ce revêtement se développe, la membrane vitellaire se perd insensiblement. Cette nouvelle couche épithélienne suit tous les contours, les saillies et les retraits de la surface du corps et du vitellus; mais sa manière d'être près des ouvertures buccale et anale, ainsi que près des autres organes formés par involvure, mérite quelques considérations. En traitant du développement de l'œil, nous avons fait voir que le cristallin n'est autre chose qu'une involvure de cette couche celluleuse, qui, se détachant insensiblement de la surface, pénètre au fond de l'œil et y prend une vie particulière. Cette même couche épithélienne s'involve d'une manière semblable près des cavités buccale et branchiale et ne revêt pas seulement la surface entière jusqu'au gosier, mais forme encore, à l'ouverture de la gueule, de véritables lèvres membraneuses qui manquent au poisson adulte. Ces lèvres sont assez prononcées

à la mâchoire supérieure et à la mâchoire inférieure, qu'elles débordent considérablement, et l'on voit au premier instant qu'elles sont composées de duplicatures de cette couche de grandes cellules épithéliennes (fig. 166 et 167). La nageoire membraneuse qui entoure tout le tronc de l'embryon n'est autre chose qu'une duplicature semblable de cellules épidermoïdales, entre les feuillets de laquelle se développent plus tard les rayons des nageoires. L'enveloppe péricardiale, au moment où l'embryon commence à se détacher du vitellus, n'est qu'une simple couche de cette membrane celluleuse, qui, de la région du cou passe immédiatement au vitellus, sans toucher le cœur, et représente ainsi un élargissement vésiculaire sous lequel le cœur est caché. Plus tard, lorsque l'embryon se détache davantage du vitellus, cet élargissement de la membrane extérieure s'applique d'une manière plus intime contre les parois latérales du cou et de la ceinture thoracique. Le foie et la partie antérieure de la cavité abdominale sont enveloppés d'une semblable couche épithélienne, passant immédiatement du corps au vitellus. La région anale ne présente point d'involvure semblable à celle de l'ouverture buccale, ni une duplicature en forme de lèvre. Dans l'origine et avant l'ouverture de l'anus, la formation épithélienne est étendue uniformément par dessus toute cette région, et l'ouverture ne se forme que plus tard.

La vie cellulaire ne paraît pas être très-active dans la membrane épidermoïdale ; son but principal est de former autour de l'embryon une couche qui soit impénétrable à l'influence délétère du liquide albumineux, qui, comme nous l'avons dit au Chap. III, détruit les cellules embryonaires, en figeant leur contenu. C'était d'abord la membrane vitellaire qui protégeait les cellules embryonaires et le vitellus contre cette influence de l'albumen ; plus tard, lorsque le développement embryonique détruit cette membrane, l'embryon se crée lui-

même une couche protectrice au moyen de ces cellules en pavé, qui recouvrent partout les véritables cellules embryonaires. Dans les premiers temps du développement embryonique, on voit encore des noyaux dans les cellules, mais plus tard, il n'y a plus qu'un réseau de cellules aplaties, diversement déformées et dépourvues de noyaux (fig. 136 et 138), mais qui au reste n'ont rien de particulier. Ces cellules persistent pendant toute la durée de la vie embryonique et encore longtemps après, conservant toutes leurs propriétés, sans changer notablement de forme ni de dimension. Cette formation épithélienne n'est donc pas un phénomène passager, et je suis même porté à croire que les poches épithéliennes, dans lesquelles se forment et se développent les écailles du poisson adulte, ne sont autre chose que cette même membrane épidermoïdale plissée; c'est du moins ce que je crois pouvoir conclure du fait suivant: deux jeunes Saumons âgés d'un mois, n'ayant point encore d'écailles, montraient cependant déjà les rudimens des poches des écailles: les ayant examinés, j'ai trouvé ces poches composées des mêmes cellules épithéliennes que montre la formation épidermoïdale aux premières époques de la vie embryonique.

Quelques parties de la couche épithélienne présentent cependant des cellules particulières qui méritent d'être examinées de plus près: ce sont d'abord les cellules ramifiées à piment noir qui se trouvent presque dans toutes les régions de l'embryon; d'autres cellules non ramifiées à piment brun qui ne se développent que dans la région de la tête et du cou, et enfin les cellules étoilées qui figurent quelques temps dans la région nuchale, et disparaissent de nouveau sans laisser aucune trace de leur présence.

Les *cellules à piment noir* apparaissent à peu près vers le milieu de la vie embryonique; ce sont en général les plus grandes qui se montrent dans le poisson. On voit d'abord dans

le voisinage du foie, sur le vitellus et dans une ligne qui longe le dos, de petites cellules transparentes qui s'élargissent insensiblement et montrent des noyaux distincts. Peu à peu ces cellules se dilatent en différens sens, et donnent lieu à des ramifications diverses qui se terminent par des traits très-fins, et, en même temps que ces ramifications se forment, le corps de la cellule grandit considérablement. Le piment noir lui-même s'accumule dans l'intérieur sous forme de très-petits grains, doués d'un mouvement moléculaire très-vif, et en si grande quantité que le noyau, qui est ordinairement appliqué contre l'une des parois de la cellule, en est entièrement recouvert. Le plus souvent ces cellules sont isolées, ou bien elles sont rangées en séries le long du dos et de l'intestin (fig. 76, 85, 88, 89), et il n'y a guère que près du rudiment du foie où elles forment parfois un réseau continu, lorsque les extrémités de leurs ramifications se touchent. Leurs noyaux sont d'abord simples et d'une teinte grisâtre, comme sont d'ordinaire les noyaux ; ce n'est que longtemps après, et lorsque les cellules ont atteint tout leur développement, que l'on voit se former dans l'intérieur de ces noyaux des nucléolules sous la forme de petites vésicules transparentes. D'ordinaire, il n'y a qu'un noyau et un nucléolule dans une cellule primitive ; mais parfois aussi on en rencontre qui ont deux noyaux et plusieurs nucléolules dans ces noyaux (fig. 161). Je me suis assuré de la manière la plus positive que le nucléolule n'est pas le point primitif autour duquel se forme successivement le noyau de la cellule. Il paraît au contraire que le noyau et la cellule apparaissent en même temps, tandis que le nucléolule ne se montre que lorsque la cellule est déjà bien avancée dans son développement.

En quelques endroits, particulièrement dans le voisinage du foie, ces cellules pimentées ne se maintiennent que quelque temps, et disparaissent de nouveau vers l'époque de l'é-

closion. Leur résorption s'opère, à ce qu'il paraît, de la manière suivante : les corpuscules moléculaires noirs disparaissent insensiblement, et la couleur noire de la cellule se transforme en un gris de plus en plus clair; peu à peu l'enveloppe extérieure disparaît, les ramifications deviennent moins distinctes; plus tard, le corps de la cellule est lui-même résorbé, et bientôt on ne voit plus que le noyau entouré d'une teinte nébuleuse et grise qui se perd dans le parenchyme sans limite précise. Le noyau lui-même prend tout-à-fait l'apparence d'une cellule; il devient transparent, vésiculaire, et perd de plus en plus son apparence grisâtre et grenue. Le nucléolule se dilate et finit par atteindre à peu près la grandeur du noyau; il a alors tout-à-fait l'apparence d'une vésicule transparente et creuse; et si l'on vient à examiner la cellule de piment à cette époque, on aura une cellule transparente et limpide (l'ancien noyau) entouré d'une teinte grisâtre (le reste du piment), et dans l'intérieur un grand noyau transparent, qui n'est que l'ancien nucléolule. La cellule du noyau disparaît à son tour, le nucléolule seul persiste encore quelque temps sous la forme d'une petite vésicule simple, et finit par devenir aussi invisible. Il paraît, par conséquent, que la résorption du noyau primitif qui devient une véritable cellule, est occasionnée par le développement excessif du nucléolule contenu dans son intérieur.

Les *cellules à piment brun* ne se trouvent que dans le voisinage de la tête et du cou, où elles occupent tout l'espace au-dessous de la base du crâne et de la corde dorsale, s'étendant jusque vers le cœur et même jusqu'à la ceinture thoracique; mais elles ne dépassent guère la corde dorsale vers le haut. Elles sont surtout très-distinctes sur la partie antérieure du sac péricardial ainsi que sur le rudiment de l'opercule (fig. 56, 154, 142), et suivent même la couche épithélienne jusqu'au fond de la cavité buccale et vers les ouvertures des fentes bran-

chiales (fig. 166). Elles apparaissent d'assez bonne heure, même avant les cellules de piment noir, et se distinguent de ces dernières par l'absence de toute ramification et par le développement particulier de leur contenu. Sous un faible grossissement, on remarque d'abord sur l'opercule des taches grenues d'un jaune brun, qui s'étendent bientôt sur toutes les régions que nous venons de mentionner; sous un grossissement plus fort, les cellules de la couche épidermoïdale paraissent remplies de fines granules d'un brun foncé. D'abord, il est vrai, on n'aperçoit que quelques-unes de ces granules, tantôt dans l'une, tantôt dans l'autre cellule; mais elles finissent par envahir toutes les cellules et se présentent alors comme des taches d'un brun rougeâtre. Quoique très-petites, ces granules sont cependant plus grandes que celles du piment noir, de forme plus ou moins circulaire et ressemblent assez à de fines gouttelettes d'huile. Les cellules elles-mêmes grandissent considérablement à mesure qu'elles se remplissent de ces granules, mais leurs parois n'en sont pas moins distinctes; cependant elles n'atteignent jamais les dimensions des cellules à piment noir. Quant au noyau, nous avons vu qu'il n'existe pas. Ces cellules se maintiennent assez longtemps dans cet état; elles ne disparaissent que vers l'éclosion, par suite d'une métamorphose particulière: la paroi des cellules paraît de moins en moins distincte et enfin elle se perd complètement. Les granules ne subissent d'abord aucune modification, mais bientôt on en voit çà et là une se dilater et prendre une apparence vésiculaire en même temps qu'elle perd sa coloration. Parfois il n'y a qu'une granule dans une cellule, mais souvent aussi on en voit cinq ou six se développer dans la même cellule aux dépens des autres granules qui disparaissent insensiblement. Il arrive ainsi qu'après un certain temps, on ne remarque plus que des vésicules isolées qui sont beaucoup plus petites que les cellules primitives, complètement

limpides et transparentes, entourées tantôt d'un côté seulement, tantôt de tous côtés de quelques granules pimentées qui perdent de plus en plus leur teinte brune. Enfin arrive le moment où il ne reste que les différentes vésicules, qui, suivant leur origine, sont tantôt isolées, tantôt plus rapprochées et entourées d'une substance intercellulaire sans structure distincte. Ces vésicules ne contiennent jamais de noyaux ou d'autres formations intérieures ; aussi disparaissent-elles bientôt, et quelque temps après l'éclosion, il n'en existe plus aucune trace. J'ai représenté dans la fig. 164 une série de ces cellules dans les différentes phases de leur développement, telles qu'on les observe sur l'embryon près d'éclore. Ce développement est surtout remarquable, parce que le contenu des cellules subit des métamorphoses qui lui sont particulières en ce que des granules nutritives deviennent des cellules indépendantes.

Les *cellules étoilées* sans piment sont en quelque sorte l'opposé des cellules pimentées brunes, et occupent, comme celles-ci, les parties inférieures, ainsi que les parties supérieures de la tête et de la nuque (voy. fig. 142). Elles ne se distinguent ni par un contenu particulier, ni par des métamorphoses extraordinaires, mais seulement par leur forme ramifiée qui rappelle les cellules à piment noir, et ne sont que des modifications des cellules épithéliennes en pavé. Aussi sont-elles très-éphémères.

Les *écailles* qui distinguent d'une manière si frappante la peau des poissons, n'apparaissent que fort tard, longtemps après l'éclosion. Mes embryons n'ont pas vécu assez longtemps pour me permettre d'observer leur développement ; mais dans une série de jeunes Saumons que M. Agassiz avait rapportés d'Angleterre, et parmi lesquels ils s'en trouvait de tous les âges, depuis l'éclosion jusqu'à l'âge de deux ans, j'ai pu voir que les plus jeunes (fig. 170, 171) ne montraient encore que les rudi-

mens des poches dans lesquelles les écailles se forment, tandis que les suivans, qui avaient trois mois (fig. 172), montraient déjà des écailles entièrement développées ; j'ai représenté quelques-unes de ces écailles sous un très-fort grossissement dans les fig. 173 à 175. Si l'on compare ces écailles avec celles de Tab. 1 *a* et de Tab. 2 de la 1[re] Livraison de cet ouvrage, qui sont des écailles de Saumon adulte, on sera frappé de la grande différence qui existe entre ces différens âges. Les lames concentriques si nombreuses chez l'adulte sont en très-petit nombre dans la jeune écaille ; mais les lignes qui indiquent les bords des différentes lames sont aussi continues que chez les vieux poissons, et l'on n'a aucun indice qui pût faire supposer que ces lignes soient composées de cellules isolées ; au contraire, les lignes lamellaires semblent même être plus uniformes et continues chez les jeunes écailles que chez celles qui ont atteint tout leur développement. On reconnaît aussi dans les jeunes écailles la petite lame centrale qui est l'origine de l'écaille, et qui paraît souvent beaucoup plus petite que l'espace circulaire vide, situé au centre des écailles adultes usées. Quant aux lignes rayonnantes qui s'entrecroisent avec les lignes lamellaires concentriques, elles sont tout aussi difficiles à expliquer sur les jeunes écailles que sur les écailles adultes ; l'opinion de M. Mandl (*) sur l'origine et la composition des écailles ne se confirme pas plus ici que sur les poissons adultes, à l'égard desquels elle a été réfutée complètement par M. Agassiz (**) ; elle n'en paraît même maintenant que plus arbitraire. C'est au reste un point sur lequel nous reviendrons plus tard, en traitant de l'anatomie.

Le canal sécréteur de la *ligne latérale* se montre peu de

(*) Annales des sciences naturelles. Année 1839. Tome XI.

(**) Annales des sciences naturelles. Année 1840. Tome XIII et XIV.

temps après l'éclosion, sous la forme d'une longue ligne continue allant de la tête à l'anus. Il coïncide exactement avec le milieu de la corde dorsale, ensorte qu'en l'examinant superficiellement sous un faible grossissement, il est très-facile de se tromper et de le prendre pour une ligne de séparation, traversant les corps de vertèbres (fig. 88 et 89). Je suppose que c'est cette apparence trompeuse qui a induit M. de Baer en erreur et lui a fait prétendre que les vertèbres des poissons se composaient dans l'origine de deux demi-anneaux séparés horizontalement. Je n'ai pas pu m'assurer de quelle manière se forment les différens petits tubes qui composent la ligne latérale à cause de leur extrême finesse.

Les *muscles* ne sont pas des organes dont le développement soit très-précoce. Ainsi que nous l'avons fait remarquer plus haut, leur apparition définitive est partout précédée de petites cellules à noyaux. Les divisions vertébrales, ainsi que les feuillets tendineux qui pénètrent jusqu'aux parties solides, sont les points d'attache des fibres musculaires, en sorte que toute la masse des muscles recouvrant les flancs du corps se trouve séparée en autant d'anneaux qu'il y a de feuillets tendineux, chaque anneau musculaire remplissant l'espace entre deux feuillets tendineux. Or, comme ces feuillets correspondent au milieu des corps de vertèbres, il y a, pour chaque articulation des vertèbres, un anneau musculaire, et la totalité de ces anneaux correspond à celle des vertèbres elles-mêmes. Les grands muscles latéraux des poissons ne représentent donc pas un seul muscle divisé par de nombreuses inscriptions tendineuses, mais bien autant d'anneaux musculaires qu'il y a de vertèbres. Ces muscles maintiennent chez les poissons leur position primitive, tandis que chez les animaux supérieurs ils se divisent en une quantité de faisceaux isolés, comme, par exemple, chez les serpens, ou bien ils sont refoulés conformément au développement

des extrémités antérieure et postérieure. Chez les animaux supérieurs et chez l'homme, cette disposition simple des muscles embryonaires ne se maintient que dans le petit nombre de muscles dorsaux et abdominaux qui sont séparés par des lames tendineuses.

Dans l'origine, on ne remarque aucune régularité dans l'accumulation des cellules embryonaires destinées à former les muscles. Ce n'est que vers le milieu du développement embryonique que l'on observe une disposition linéaire de ces cellules, et bientôt après on voit se développer les stries transversales qui, dans le poisson adulte caractérisent les fibres des muscles volontaires. Il m'a été impossible d'en suivre toutes les transformations, à cause de l'extrême délicatesse des cellules embryonaires et des fibres musculaires primitives. Ce qui est certain, c'est qu'avant que les cellules soient disposées en fibres linéaires, l'embryon exécute déjà des mouvemens très-énergiques et très-rapides.

CHAPITRE IX.

DÉVELOPPEMENT DES INTESTINS.

--

1° DU CANAL INTESTINAL.

En représentant, dans le chapitre premier, le vitellus comme l'une des parties essentielles de l'œuf, nous avons en même temps fait remarquer que celui de la Palée ne montre aucune trace de cellules, mais qu'il se présente toujours comme une substance homogene albumineuse, avec des gouttelettes d'huile d'une teinte jaunâtre. Avant de décrire les différentes phases du développement que subissent les intestins de la cavité abdominale, je dois insister encore une fois d'une maniere spéciale sur cette particularité; car il importe de ne point la perdre de vue, si l'on ne veut pas s'exposer à de graves erreurs. On comprend en effet qu'un vitellus dépourvu de cellules doit exercer une autre influence sur le développement des intestins que s'il était composé de cellules. Aussi bien, s'il fallait s'en rapporter aux assertions d'un auteur récent qui fait dériver non seulement l'intestin, mais encore l'embryon tout entier des cellules du vitellus, autant vaudrait renoncer de prime abord à l'étude de l'embryologie du poisson.

Pour poursuivre le développement de l'intestin dès son origine, il importe de remonter aux premières époques de la vie embryonique, alors que l'embryon n'est encore qu'une agglomération à peu près informe de cellules recouvrant la surface du vitellus. A cette époque, les rudimens du système nerveux central, les deux principaux organes des sens, la corde dorsale et les divisions vertébrales existent, et la couche épidermoïdale, qui part de l'embryon, a déjà envahi la plus grande partie du vitellus; l'embryon en est à peu près à l'état de fig. 27 et 28; la partie qui touche le vitellus est large; le dos est peu saillant et ne dépasse nulle part le vitellus; l'extrémité céphalaire, ainsi que l'extrémité caudale sont encore appliquées contre ce dernier. Si l'on examine l'embryon sous un fort grossissement, on découvre sur la face tournée vers le vitellus, entre la corde dorsale et le liquide vitellaire, une couche épaisse de *cellules particulières*, qui s'étendent sur toute la longueur du tronc et disparaissent insensiblement vers la tête. Isolées, ces cellules apparaissent toutes beaucoup plus grandes que les cellules embryonaires, quoique moins grandes que celles de la couche dermoïdale. Elles sont distinctes des unes et des autres, car elles n'ont pas seulement un noyau, mais ce noyau contient aussi le plus souvent un nucléolule. Ces cellules sont ordinairement rondes, quelquefois un peu allongées, mais le plus souvent elles ne contiennent que peu ou point de substance nutritive grenue. Leurs noyaux sont ronds, limpides et transparens; leurs nucléolules seulement visibles au moyen de forts grossissemens et sous la forme de simples points noirs. Dans l'origine, ces cellules ne sont pas serrées, et l'on ne remarque pas une adhérence bien marquée entre elles, en sorte que leur forme ronde n'est en aucune façon modifiée par leur agglomération (fig. 138); elles ne forment pas des groupes particuliers, mais bien une couche uniforme. Je ne saurais dire si elles sont

baignées par le liquide vitellaire, ou si elles en sont séparées par une membrane, leur petitesse et leur peu de consistance ne m'ayant pas permis de faire des recherches suivies à ce sujet ; cependant je suis porté à croire qu'elles sont en contact immédiat avec ce liquide, ce qui n'empêche pas qu'elles n'adhèrent d'une manière très-prononcée au reste de la substance embryonaire et en particulier à la corde dorsale, car, en ouvrant le sac du vitellus, je n'ai jamais vu une seule de ces cellules être entraînée par le liquide ; elles restaient toujours en place, accolées à la substance embryonaire.

Le premier changement que l'on aperçoit dans cette agglomération de cellules, c'est leur séparation en deux couches superposées, dont l'une est plus rapprochée de la corde et l'autre du vitellus. Entre les deux, il y a un espace assez considérable en forme de fente, qui s'étend depuis l'anus jusque vers la courbure nuchale, et qui paraît être vide (fig. 136). Cet espace ressemble si fort à l'intérieur d'un tube, que lorsque j'observai pour la première fois cette séparation, je crus avoir sous les yeux la cavité de l'intestin, et je pris les deux couches pour les parois du tube intestinal ; mais le développement ultérieur de l'embryon m'apprit bientôt que je m'étais trompé, puisque la couche supérieure se transforme en *reins* (10), et que c'est la couche inférieure, qui devient l'*intestin* (1 et 2). Quittons pour le moment la couche supérieure pour ne nous occuper que de l'intestin.

Il résulte de ce que nous venons de dire que, dans l'origine, l'*intestin* (1, fig. 136) se compose d'une couche celluleuse aplatie et légèrement concave en bas, qui est étendue par dessus le vitellus. Peu à peu cette couche se développe, la queue se forme, le tronc se détache du vitellus, et les bords de la couche celluleuse de l'intestin se recourbent vers le vitellus, en formant d'abord, vers ce dernier, une gouttière ouverte

qui peu à peu se change en cylindre creux, en se fermant d'arrière en avant. En même temps, ces cellules, qui d'abord étaient si distinctes, se transforment en fibres claires et transparentes, et, quoique contenant, dans une seule et même couche, toutes les différentes membranes de l'intestin, elles ne forment cependant qu'un tube simple, dont l'extrémité postérieure est encore fermée comme un cæcum du côté de l'anus, tandis qu'en avant, là où il n'est pas encore détaché complètement du vitellus, l'intestin conserve encore cette forme de gouttière, qui se remarquait d'abord dans toute sa longueur. C'est dans le voisinage de la nageoire pectorale, entre celle-ci et le foie, c'est-à-dire, à l'endroit où vient aboutir, durant toute la vie embryonaire, le *canal vitellaire*, que cette forme aplatie persiste le plus longtemps. Sa transformation en un tube cylindrique n'est point, à ce qu'il paraît, un effet purement mécanique du dégagement insensible du vitellus, quoique ces deux modifications soient parallèles ; elle me paraît bien plutôt être le résultat d'un mouvement particulier des cellules ; car comment expliquerait-on sans cela la formation du canal intestinal buccal, à l'égard duquel il ne peut être question d'un pareil dégagement?

Avant que la transformation de l'intestin en un cylindre creux n'ait atteint la ceinture thoracique, on voit paraître une nouvelle formation : à cette époque, les cellules dont nous venons de parler sont accumulées en quantité considérable sous la nageoire pectorale qui commence à se dégager ; elles sont employées d'une part à la continuation du tube intestinal vers la *cavité buccale*, et d'autre part à la formation du *foie* qui se développe en cet endroit. Le tube intestinal, tout en s'arrondissant, se divise en deux bras, l'un qui se prolonge en droite ligne en avant et devient ainsi l'*intestin buccal* (2), l'autre qui se prolonge en bas vers cette partie de l'accumulation de cellules, qui repose

sur le vitellus, et représente les premiers rudimens des *canaux biliaires*. On ne découvre d'abord, dans cette accumulation celluleuse, que la cavité assez étroite de l'intestin, qui se courbe en forme de crochet au dessus des cellules destinées à former le foie (fig. 143 *). La base de ce crochet faisant saillie en bas, se prolonge insensiblement dans les cellules du foie, qui ressemblent à un essaim d'abeilles (fig. 143). Bientôt ces cellules s'écartent d'elles-mêmes en plusieurs endroits et occasionnent des espaces vides assez grands, dont les prolongemens s'étendent de tous côtés dans l'accumulation cellulaire (fig. 144). Nous poursuivrons ailleurs, en traitant du foie, le développement ultérieur de ces rudimens des canaux biliaires: pour le moment, nous ne nous occuperons que de la formation de la branche antérieure de l'intestin, c'est-à-dire, de l'*intestin buccal* (2).

Cette partie de l'intestin qui d'abord s'étend à peine au-delà du foie, se prolonge toujours plus en avant jusque dans la région de la ceinture thoracique, où elle se termine en cæcum. On voit distinctement que cette progression du tube n'est nullement un envahissement de l'intestin, s'insinuant en quelque sorte machinalement dans la tête, comme on pourrait le croire, mais que ce sont plutôt les cellules qui s'écartent d'elles-mêmes et se referment du côté du vitellus dont elles sont déjà au moins détachées, sinon entièrement séparées. C'est près de la ceinture thoracique, par conséquent tout près de l'extrémité cécale du tube intestinal, que vient aboutir le canal vitellaire qui établit maintenant l'unique communication entre l'intestin et le vitellus; si ce canal n'est pas visible, c'est parce qu'il est recouvert par l'extrémité antérieure du tube intestinal, par le ductus Cuvieri et la ceinture thoracique

L'intestin représente par conséquent, à cette époque de la vie embryonique, un tube allongé d'égale largeur, à parois assez

épaisses, s'étendant de l'anus à la ceinture thoracique, fermé à ses deux extrémités, mais ayant deux ouvertures en bas, l'une qui communique avec le canal vitellaire et l'autre avec le foie (fig. 87). Pour l'ordinaire, on n'aperçoit plus aucune trace des cellules qui, dans l'origine, composaient l'intestin; toutes sont métamorphosées, et les parois de l'intestin sont devenues une membrane solide qui se distingue par sa blancheur (fig. 142), lorsque l'on place le foyer du microscope de manière à voir la coupe de l'intestin. Ces parois sont beaucoup plus épaisses et plus solides, relativement à la cavité qu'elles entourent, qu'elles ne le seront plus tard. Il est vrai qu'elles s'élargissent un peu près du foie, mais c'est pour se rétrécir de nouveau vers la ceinture thoracique, et lorsqu'on examine l'embryon sous un faible grossissement, les parois et les plis de cet élargissement paraissent ordinairement si transparens et si blancs (fig. 46 et 56), qu'on a de la peine à reconnaître leur véritable signification.

Le développement ultérieur du tube intestinal est assez simple: après quelque temps, l'anus se montre à l'extérieur; en même temps, le tube buccal pénètre dans la cavité de la bouche, probablement en résorbant la cloison qui ferme le fond de la cavité branchiale. Ces ouvertures de l'anus et de la cavité buccale une fois percées, l'intestin forme un tube simple et droit, allant de la bouche à l'anus, avec un petit élargissement au milieu, là où vient aboutir le canal cholédoque (fig. 87ω). C'est cet élargissement qui, en se plissant en zig-zag, se transforme, après l'éclosion, en estomac et en duodénum, de manière qu'il en résulte cette forme en hameçon de l'estomac, qui se voit presque dans tous les poissons adultes.

Le développement des *différentes membranes* de l'intestin et en particulier de la membrane muqueuse et de la membrane musculaire, n'a pas pu être observé en détail. En revanche.

l'enveloppe péritonique de l'intestin et du mésentere est très-simple chez les poissons. Ainsi que nous l'avons vu en traitant de son origine, le tube intestinal repose d'abord immédiatement sur les reins du poisson; mais bientôt il se forme une couche celluleuse simple, qui se transforme insensiblement en une couche fibreuse. Cette couche tapisse la face intérieure des parois abdominales et passe immédiatement à la face antérieure des reins qu'elle recouvre, séparant ainsi les reins du reste de la cavité abdominale; c'est le *péritoine fibreux externe* des poissons. Il se forme ensuite, à la face interne de ce péritoine fibreux, une seconde couche épithélienne plus mince.

Vers le haut, là où l'intestin est en contact avec les reins, la formation épithélienne passe immédiatement à ces derniers, sans envelopper complètement l'intestin; de là elle se continue le long de la paroi abdominale; et comme l'intestin est ouvert en avant et en arrière et qu'il fait déjà corps en ces endroits avec les parois qui l'enferment, il en résulte que la formation épithélienne passe aussi immédiatement à la paroi abdominale. Cette formation se présente par conséquent sous la forme d'un sac fermé de toutes parts, dans lequel l'intestin semble avoir été introduit d'en haut. Près de l'anus, ce sac forme une duplicature qui descend d'abord librement vers la ligne médiane du ventre, et se confond peu à peu avec cette partie de la formation épithélienne qui tapisse la face interne de la paroi abdominale. Vers le haut, là où les feuillets vont de l'intestin à la face externe des reins, il se forme, par suite du revêtement incomplet de l'intestin et des reins, un espace pyramidal pointu en arrière, destiné à loger la vessie natatoire. Vers l'extrémité postérieure de la cavité abdominale, le développement précoce de la vessie urinaire interrompt en quelque sorte le trajet uniforme du mésentere, par la raison que les feuillets qui montent vers les reins revêtent préalablement les faces latérales de la vessie

urinaire. Les rapports du foie semblent être à peu près les mêmes ; la paroi du foie forme en quelque sorte le pont sur lequel passent les duplicatures qui se dirigent vers les parois abdominales.

On voit par ce qui précède que, dans l'origine, il ne saurait être question du mésentère proprement dit, puisque les deux feuillets, au moyen desquels l'intestin est fixé à la colonne vertébrale, ou plutôt au péritoine fibreux, sont d'abord peu rapprochés. Plus tard, longtemps après l'éclosion, l'état des choses change par suite du développement des organes sexuels, qui, en pénétrant dans la cavité abdominale, y déterminent de nombreux enchevêtremens et des formations mésentériques, dont nous examinerons le trajet en détail en traitant de l'anatomie du poisson adulte.

Les *fonctions* de l'intestin commencent longtemps avant l'éclosion. Dès la seconde moitié de la vie embryonique, on voit très-bien, sous le microscope, le mouvement péristaltique s'exécuter d'avant en arrière, absolument comme dans un animal ouvert vivant ; ces mouvemens sont même souvent plus énergiques que dans le poisson adulte. On voit distinctement les substances alimentaires circuler dans l'intestin, et je ne suis pas le seul qui ait vu des gouttelettes d'huile détachées du grand réservoir que contient le vitellus, passer dans l'intestin et y progresser insensiblement. J'ai aussi plusieurs fois remarqué dans l'intestin de l'embryon, de jolis cristaux jaunes, sans doute des cristaux de stéarine, qui venaient probablement de la même source. Il n'est par conséquent pas douteux que le vitellus ne soit réellement digéré ; aussi les excrémens ne manquent-ils pas. On trouve presque dans tous les œufs des amas plus ou moins considérables d'une substance grenue qui a tout-à-fait l'apparence du vitellus coagulé par le contact de l'eau, et qui, en s'attachant aux nageoires caudales et pectorales,

nécessite de la part du poisson qui cherche à s'en débarasser, des mouvemens fréquens et brusques. Or, comme j'ai remarqué une substance semblable dans la partie terminale de l'intestin et que j'ai vu s'en échapper par l'anus, je ne doute pas que ce ne soit là le résidu non digéré du liquide vitellaire que l'embryon rejette.

Ces observations suffiront pour montrer combien est erronée l'opinion de M. Filippi (*) qui, bien qu'ayant remarqué dans le *Gobius fluviatilis*, la tige au moyen de laquelle le vitellus communique avec l'intestin, ne la croit cependant pas creuse, et nie par conséquent le passage du vitellus dans l'intestin.

2° LE VITELLUS.

Nous avons décrit dans le chap. Ier les rapports de la *membrane vitellaire* avec l'œuf. L'existence de cette membrane, pendant la vie embryonique, est de courte durée, car la couche celluleuse qui part de l'embryon a à peine envahi le vitellus, que déjà la membrane vitellaire a disparu pour faire place à cette dernière.

Le *vitellus* lui-même ne subit que des modifications peu notables dans le cours du développement embryonique; c'est toujours le même liquide transparent et incolore qui existait déjà avant la ponte; sa réaction contre l'eau est la même; l'apparence et la couleur du contenu huileux n'ont changé en rien, et l'on ne remarque en général des changemens que dans l'agglomération de ce contenu huileux. On sait que, dans l'origine, l'huile était accumulée en petites gouttelettes, formant autour de la vésicule germinative et au-dessous de la vessie vitellaire un disque continu, qui, par suite de sa moindre pe-

(*) Memoria sullo sviluppo del Ghiozzo d'Acqua dolce (Gobius fluviatilis) del Dottor Filippo di Filippi. Milano 1841. Annali universali di medicina. Aout 1841.

santeur spécifique, était toujours tourné en haut de quelque manière que l'on plaçât l'œuf.

Peu à peu les différentes gouttelettes d'huile se réunissent en une seule grande goutte. Il y a même beaucoup de poissons chez lesquels cette forme existe dès l'origine, et l'œuf de la Perche, entre autres, ne montre qu'une seule grande goutte d'huile, que M. Carus appelle le *réservoir huileux*. Cette grande goutte d'huile conserve, relativement à l'embryon, la même position qu'avait le disque huileux; elle est invariablement située dans le voisinage de la tête, vis-à-vis du foie. A mesure que le vitellus se retire, la goutte d'huile se rapproche de plus en plus du corps, et, à l'époque de l'éclosion, alors que tout le vitellus est rentré dans l'abdomen et enfermé par les parois abdominales, elle est située derrière le péricarde, où elle occupe, avec le foie qui est derrière elle, le bord supérieur du vitellus (fig. 85). La goutte d'huile se maintient dans cette position, près du canal vitellaire qui aboutit à l'intestin, aussi longtemps qu'elle existe (*c*, fig. 88, 89, 90 et 87); or nous voyons qu'elle persiste longtemps après l'éclosion, alors que tout le liquide vitellaire est depuis longtemps absorbé; à cette époque, elle est encore située à la face supérieure du foie entre celui-ci et le péricarde, et il paraît qu'elle n'est entièrement résorbée que vers la fin du second mois après l'éclosion. Avant cette époque, lorsque le liquide vitellaire a déjà complétement disparu, les divers organes se montrent dans la succession suivante, d'avant en arrière : le cœur, la goutte d'huile, l'élargissement de l'intestin (fig. 87, 89, 90). La vessie biliaire avec le canal cholédoque (ce dernier se voit dans la fig. 87), occupe par conséquent la face opposée du foie, la face concave qui regarde l'intestin, tandis que la goutte d'huile est à la face convexe qui est tournée en bas. Il suffit d'indiquer cette position relative des organes entre eux, tels qu'ils sont représentés dans

les figures que je viens de citer, pour se convaincre que l'opinion de Carus (*), qui prétend que la goutte d'huile se transforme immédiatement en vessie biliaire, est complètement inexacte et dépourvue de toute base réelle, ainsi que l'a démontré depuis longtemps M. de Baer.

Les *rapports du vitellus* avec l'embryon sont de la plus haute importance, au point de vue morphologique, comme au point de vue physiologique. Dans l'origine, le vitellus surpasse de beaucoup en grandeur l'embryon ; celui-ci n'est qu'une petite agglomération de cellules, entourant comme un demi-cercle le vitellus, auquel il est accollé par la membrane vitellaire ; mais peu à peu la couche celluleuse, qui part du germe embryonique, envahit tout le vitellus ; la membrane vitellaire disparaît par suite de cet envahissement, et l'on peut dire qu'à cette époque l'embryon domine déjà le vitellus ; aussi commence-t-il, dès ce moment, à se dégager et à devenir toujours plus indépendant. La queue apparaît dans ces entrefaites, mais le vitellus ne s'en maintient pas moins dans les mêmes rapports avec l'embryon ; car c'est moins par étranglement que par un accroissement de la partie postérieure du tronc que cet organe se forme. Toutefois, à mesure que l'intestin prend une forme tubulaire, le vitellus se sépare de plus en plus de l'embryon, et tandis que dans l'origine, l'embryon reposait sur le vitellus par toute sa face ventrale, depuis la pointe du museau jusqu'à l'anus, il commence maintenant à se détacher par ses deux extrémités ; la cavité abdominale se ferme de plus en plus en arrière, et le pli qu'on aperçoit entre elle et le vitellus, empiète toujours plus sur le devant, comme s'il était refoulé par un instrument obtus. Un second pli est refoulé de la même manière, de la pointe du museau en arrière. La tête d'abord,

(*) Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie. Cah. 5.

et plus tard le cou se détachent de la surface du vitellus ; cependant le cœur, qui est encore attaché par son bord postérieur au vitellus, et qui n'échange que lentement sa position verticale contre une position horizontale, le cœur, dis-je, est cause que le pli antérieur se dégage bien plus lentement que le postérieur. Néanmoins, vers l'époque de l'éclosion, le dégagement est déjà tellement avancé des deux côtés, qu'il n'y a d'autre adhérence avec le vitellus que celle du canal vitellaire. La position de ce canal diffère beaucoup de ce qu'elle est dans d'autres classes des vertébres; il aboutit dans l'intestin buccal, immédiatement derrière le dernier arc branchial, qui perd par la suite ses branchies et devient un arc pharyngien ; il est par conséquent tellement antérieur, qu'on dirait qu'il débouche plutôt dans le pharynx que dans l'estomac; l'embouchure est très-loin de l'endroit où se forme la vessie natatoire (fig. 87). Le dégagement progressif du vitellus ressort de la manière la plus distincte des fig. 33, 136, 34, 39, 42, 140, 46, 142, 56, 82, 85 et 88 (*).

Il faut cependant distinguer deux particularités importantes dans le dégagement du vitellus, le *sac vitellaire interne*, formé par les membranes de l'intestin, qui passent à la surface du vitellus, au moyen du canal vitellaire, et le *sac vitellaire externe*, résultant de cette couche celluleuse qui part de l'enveloppe épidermoïdale de l'embryon pour recouvrir tout le vitellus, et que les embryologistes ont désigné sous le nom de *plaques abdominales*.

(*) M. Filippi prétend que, dans le *Gobius fluviatilis*, le vitellus correspond au foie; cette étrange assertion a droit de surprendre tous ceux qui se sont occupés d'embryologie; aussi n'est-ce qu'après avoir étudié les figures qui accompagnent son mémoire, que je suis parvenu à découvrir la cause de cette interprétation. Il en résulte tout simplement que l'auteur, induit en erreur par la position du vitellus intérieur situé devant le foie, a pris le vitellus pour le foie, et le foie pour la vessie biliaire. *Memoria sulle sviluppo del Ghiozzo d'Acqua dolce.*

Nous avons indiqué, en traitant des cellules particulières dont se forme l'intestin, les limites de cette couche qui occupe l'espace entre la corde dorsale et le vitellus. En avant et en arrière, ses limites sont assez tranchées, mais il n'en est pas de même sur les côtés, et il semble que sur le vitellus même, elle se confonde avec les cellules en pavé, qui recouvrent toute sa surface. Toutefois, il n'est guère possible de distinguer dans les premiers temps une seconde couche, partant des cellules de l'intestin et qui envelopperait le vitellus (fig. 136).

Il en est autrement plus tard, quand l'intestin, se formant en tube, se dégage du vitellus. Si alors l'on vient à examiner l'angle du pli qui sépare la partie postérieure de l'intestin du vitellus, au moment où le dégagement est encore peu avancé, on voit, sur la tranche du corps, là où commence à se former la nageoire ventrale embryonaire, la duplicature de la couche épidermoïdale passer immédiatement au vitellus et s'y confondre avec ce revêtement particulier, composé de cellules en pavé, qui date des premiers temps du développement embryonique (fig. 140). Un peu en avant de ce pli, on voit le pli formé par la membrane de l'intestin passer également à la surface du vitellus, y former une seconde enveloppe, celle que nous avons nommée le sac vitellaire interne. En attendant, des cellules à noyaux particulières et assez grandes sont apparues sur le vitellus ; d'abord sporadiques, elles envahissent plus tard le vitellus entier et fournissent la matière principale du sang. Il est probable que ces cellules sont la continuation directe de la couche intestinale, quoiqu'elles ressemblent peu aux cellules qui constituent l'intestin.

La formation du foie commence à peu près à cette époque. A partir de ce moment, le développement du sac vitellaire interne marche rapidement et bientôt la communication entre l'intestin et le vitellus en est réduit au canal vitellaire. Le

dégagement de la paroi abdominale ne s'opère pas avec la même rapidité; très-serrée autour de l'intestin, à la partie postérieure du tronc, là où se trouve la nageoire ventrale embryonaire, elle se renfle en forme de vessie plus en avant, au dessus du foie, ensorte qu'il se forme ici un large sac bombé, rempli de liquide, à travers lequel on découvre les intestins abdominaux lorsqu'on tient l'embryon de profil (fig. 142). La ceinture thoracique, à laquelle la couche épidermoïdale adhère fortement, forme la cloison antérieure de cet élargissement et le sépare du sac péricardial, qui est formé de la même manière et dont nous parlerons plus tard en traitant du cœur. Cet élargissement atteint la corde, d'où il s'étend en formant un grand arc à peu près jusqu'à la moitié de l'espace entre l'anus et le foie, où il gagne de nouveau le vitellus (fig 142). Sa transparence est si grande qu'on peut fort bien ne pas l'apercevoir; mais en examinant l'embryon dans une position telle, que l'on voie la tête d'en haut, il est facile d'en reconnaître les limites et l'étendue, et l'on acquiert aisément la certitude qu'il regagne le vitellus à peu près au milieu de ce dernier, ce qu'il n'est pas possible de distinguer en tenant l'embryon de profil. Comme ce renflement est égal des deux côtés, l'embryon a l'air de reposer au sommet d'un cône équilatéral, à large base (fig. 57). Les portions de l'enveloppe épidermoïdale générale, qui forment ces deux sacs, celui du péricarde et celui du ventre, sont les analogues de ce que Rathke (*) a appelé, dans les animaux supérieurs, les membranes de réunion (*membranæ reunientes*), et en particulier de la membrane de réunion inférieure; au moins n'ai-je remarqué aucune autre trace de cette dernière. Le renflement en forme de sac de la couche épidermoïdale atteint sa plus grande élévation à peu

(*) Müllers Archiv. 1838, p. 361

près au milieu de la vie embryonique, après quoi il commence à décliner, et à l'époque de l'éclosion, il est de nouveau appliqué immédiatement contre les entrailles et le vitellus, où il forme les parois abdominales.

Ce renflement me semble destiné à faciliter l'emprisonnement complet du vitellus entre les parois abdominales; tandis que chez la plupart des vertébrés supérieurs et chez beaucoup de poissons, en particulier chez les Placoïdes, le vitellus est suspendu à une tige, autour de laquelle les parois abdominales se referment insensiblement, jusqu'à séparer le sac vitellaire du corps. Les choses se passent différemment chez les Salmones et chez la plupart des poissons osseux : l'intestin se détache sans doute aussi du vitellus et ne communique avec lui que par le canal vitellaire; mais le vitellus n'en est pas pour cela séparé de l'abdomen, et les parois abdominales, loin d'en exclure une partie, l'enveloppent au contraire de toute part et le reçoivent dans leur cavité (fig. 87, 88 et 89). D'abord, il fait saillie sous la forme d'une grande vessie ronde, ce qui n'empêche pas qu'il ne soit entouré par le prolongement des parois abdominales. Plus tard, il diminue de volume, bien que le liquide qu'il renferme soit encore assez abondant.

Pour donner une idée exacte des modifications que subit le vitellus avant de rentrer tout-à-fait dans l'intestin, j'ai représenté, de grandeur naturelle (fig. 170, 171), deux jeunes Saumons avec le vitellus tel qu'il se présente chez ces poissons. Il n'est pas rond comme dans la Palée, mais allongé et se termine en arrière en une pointe obtuse qui fait une forte saillie hors du ventre. Néanmoins, l'espace par lequel il touche la paroi abdominale est encore considérable et l'ouverture destinée à le recevoir, loin d'être réduite à un trou ombilical, est au contraire très-grande; aussi le vitellus finit-il par s'y retirer complètement. Les parois abdominales, là où elles passent au

vitellus sont déja sensiblement développées dans la dernière période de la vie embryonique ; il s'y dépose même une substance musculaire au dessous de la couche celluleuse, qui d'abord était seule. La partie intérieure du vitellus, au contraire, n'est composée que des deux minces couches celluleuses, la membrane épidermoidale et les cellules sanguines ; aussi est-elle très-mince et délicate. Ce n'est que lorsque le vitellus intérieur a diminué au point de ne former plus aucun renflement particulier, que les parois abdominales se ferment complétement au moyen des tissus musculaires et tendineux.

3° LA BOUCHE ET LA CAVITÉ BRANCHIALE.

Il ne saurait être question de bouche et de cavité branchiale, aussi longtemps que l'embryon repose à plat sur le vitellus et qu'il y adhère au moyen de la couche épithélienne tendue (fig. 136). Sa face ventrale ne présente alors qu'une surface uniforme, formée, dans sa partie postérieure, par les cellules de l'intestin et, dans sa partie antérieure, par le bord inférieur de l'œil et l'extrémité de la tête. La formation des cavités qui nous occupent ici, ne commence qu'au moment où l'embryon se détache du vitellus, en arrière, par la séparation successive de l'intestin qui réduit de beaucoup la communication entre ce dernier et le vitellus, et en avant, par la formation du cœur et du sac péricardial. Nous n'aurons à nous occuper ici que des modifications qui surviennent dans la tête et dans la région nuchale, entre l'extrémité de la bouche et la ceinture thoracique. Dans cette région, la masse embryonaire repose de si près sur le vitellus que la base du cerveau et des yeux n'en est séparée que par une légère accumulation de cellules, destinée à former plus tard la base du crâne et les parties molles qui la séparent de la cavité buccale. De même, il n'y a que peu de cellules embryonaires derrière l'oreille, sous

la corde dorsale ; mais le cœur n'en commence pas moins à s'isoler (fig. 34), sous la forme d'un petit amas de cellules, faisant saillie vers le vitellus ; la région du cou, sous lequel cet isolement a lieu, s'élève en se détachant du vitellus, tandis que l'extrémité du museau repose encore sur le vitellus, ainsi que la région de la ceinture thoracique. Il se forme autour du cœur un espace vide, conique, enveloppé seulement par la couche épidermoïdale et dont l'axe coïncide avec celui du cœur (fig. 36 et 136) ; cet espace est le sac péricardial, et c'est dans son intérieur que l'on aperçoit les premières traces de la cavité branchiale. On découvre en même temps, entre l'oreille et l'œil, au dessus du cœur, une légère accumulation de cellules embryonaires qui s'étend sous le blastème épaissi de la base du crâne, et dans laquelle s'insinue la pointe du cœur : c'est le rudiment primitif de la cavité branchiale. Peu à peu ce rudiment, d'abord presque informe, se dessine d'une manière plus nette ; la ceinture thoracique se circonscrit en même temps que l'oreille se rapproche de l'œil par l'effet du rétrécissement du crâne, et le rudiment branchial prend la forme d une large bande se prolongeant en droite ligne de l'œil vers la ceinture thoracique et recouverte de cellules de la couche épidermoïdale (fig. 140 et 38) Cette bande ne tarde pas à faire des progrès dans son développement : une division transversale apparaît ; la partie destinée à former la cavité buccale, se sépare de la cavité branchiale, et l'on voit, au dessous de l'oreille, entre celle-ci et le cœur, une fente pénétrer en droite ligne dans l'intérieur, divisant la duplicature membraneuse qui est destinée à devenir l'opercule et dont nous avons décrit le développement dans le chap. VII, (fig. 42, 46, 51, 55 et 146). La portion de la bande qui, après cette séparation, occupe l'espace entre l'oreille et la ceinture thoracique, est beaucoup plus étroite que celle qui est située en avant de la fente. D'a-

bord on la prendrait pour une couche simple et plate, de même que la couche celluleuse, qui forme la base de l'intestin ; mais bientôt il se forme, dans son intérieur, à peu près de la même manière que dans l'intestin, c'est-à-dire, par l'écartement des cellules dans toutes les directions, un tube dont le canal intérieur est assez distinct. Ce tube, le premier rudiment de la *cavité branchiale* (2, fig. 142), communique directement avec l'intestin lui-même, sans que nous sachions au juste maintenant de quelle manière cette communication s'établit. Est-ce la partie antérieure de l'intestin buccal qui, en progressant en avant, pénètre dans la bande, et s'y creuse une cavité, ensorte qu'il n'y aurait jamais de cloison entre la cavité branchiale et l'ésophage, ou bien la cavité branchiale se forme-t-elle indépendamment de l'intestin, pour ne communiquer avec lui que plus tard, après que la cloison a été résorbée? C'est ce qu'il m'a été impossible de déterminer. L'analogie parle cependant en faveur de cette dernière opinion par la raison que, chez les animaux supérieurs et en particulier chez les Batraciens, la cavité branchiale est d'abord fermée en arrière par une cloison et ne communique que plus tard avec le tube intestinal. En avant, la cavité branchiale se continue directement dans la cavité buccale dont elle n'est que la continuation en arrière.

Dès que le canal de la cavité buccale est formé à l'intérieur, on aperçoit aussi les *fentes branchiales* qui entament ses parois latérales et pénètrent dans son intérieur. La première de ces fentes branchiales est située derrière le rudiment de l'opercule que nous avons mentionné ci-dessus ; elle pénètre de plus en plus dans l'intérieur, comme si on l'y avait enfoncée au moyen d'un instrument tranchant (1, fig. 55) ; peut-être aussi la paroi latérale de la cavité se résorbe-t-elle de dedans en dehors, à l'endroit correspondant et facilite ainsi la communication à travers

la paroi latérale. A peine cette première fente, qui sépare la cavité branchiale de la cavité buccale, est-elle formée, qu'il en paraît une seconde (fig. 142), une troisième, une quatrième, une cinquieme (fig. 155), a égale distance les unes des autres, ensorte que la derniere est fort rapprochée de la ceinture thoracique. Les dimensions de ces fentes diminuent d'avant en arriere, et la derniere mesure a peine le tiers de la longueur de la premiere. Toutes sont légerement courbées en S; elles traversent la paroi latérale de la cavité branchiale, mais non pas la paroi inférieure; les fentes correspondantes des deux côtés ne se rencontrent donc pas sur la ligne médiane inférieure, mais il existe entre elles une bande intermédiaire de substance embryonaire dont la longueur s'accroit d'avant en arriere (fig. 155): c'est cette même bande dans laquelle se forment plus tard, par ossification, les pièces osseuses de l'os hyoïde qui portent les arcs branchiaux. Les fentes elles-mêmes sont d'abord très-fines, comme si on les avait faites avec un fin scalpel, et l'on voit distinctement les cellules épithéliennes de la couche celluleuse déborder sur les bords pour tapisser les parois des fentes (fig. 142, II, III). Les bandes de substance embryonaire situées entre les fentes, et destinées a devenir par la suite *les arcs branchiaux*, sont d'abord larges et lamellaires; leur largeur semble même excéder de beaucoup leur épaisseur dans la premiere période de leur formation (fig. 155); mais par la suite, à mesure que les fentes s'élargissent, les arcs s'arrondissent et prennent insensiblement la forme qu'ils affectent dans le poisson adulte (fig. 90). Comme les fentes sont au nombre de cinq, il en résulte qu'il y a quatre de ces bandes intermédiaires, qui toutes se dirigent obliquement d'arrière en avant, en s'arquant autour de la cavité branchiale. Or comme les antérieures augmentent toujours, à mesure que la tête se developpe, tandis que les postérieures, dont le

développement est gêné par le cœur qui s'interpose d'en bas entre elles, demeurent plus petites, il en résulte que toute la cavité branchiale prend une forme d'entonnoir en arrière. Aussi longtemps que les arcs branchiaux se présentent sous la forme de larges bandes, on remarque à leur surface une accumulation de cellules embryonaires pour la plupart à demi confondues dans la masse et recouvertes par les cellules en pavé de la couche celluleuse; il existe aussi au milieu de chacun des arcs un vaisseau qui, décrivant une courbe simple sans ramification, conduit le sang du bulbe aortique en haut vers l'aorte. De pareils vaisseaux arqués n'existent pas seulement sur les quatre arcs branchiaux; on en remarque aussi en avant, là où naissent les cornes latérales de l'os hyoïde, de même qu'en arrière, au delà de la cinquième fente, là où se formeront plus tard les os pharyngiens. On voit même se développer en cet endroit de véritables franges branchiales, comme sur les véritables arcs branchiaux; aussi, si les os pharyngiens n'ont aucun rapport avec la respiration dans le poisson adulte, on ne saurait en dire autant des embryons, chez lesquels leur participation à la respiration ne saurait être niée. Je n'hésite par conséquent pas à envisager les os pharyngiens comme une cinquième paire d'arcs branchiaux, d'autant plus qu'ils atteignent, comme les autres, la base du crâne et s'y rattachent d'une manière incontestable chez l'embryon.

Ainsi que nous l'avons vu au chapitre du squelette, les pièces solides du système branchial, tels que les arcs branchiaux et les os pharyngiens se développent assez tard et ne sont, dans l'origine, que de simples arcs cartilagineux cylindriques. Les franges branchiales dans lesquelles se dispersent les vaisseaux sanguins qui servent à la respiration dans le poisson adulte apparaissent plus tard encore; ce sont de simples crochets qui, à ce qu'il paraît, sont formés d'une duplicature du revêtement

épithélieu des arcs branchiaux et contiennent, dans l'origine, chacun un seul arc vasculaire (fig. 90). Les arêtes cartilagineuses qui supportent ces franges dans le poisson adulte, n'existent pas dans l'embryon et n'apparaissent que longtemps après l'éclosion. Je n'ai jamais observé, dans les embryons de la Palée, d'épithélium vibratile, ni de ces appendices filiformes des branchies, tels qu'il en existe chez les embryons des Raies et des Requins.

Le développement de la *cavité buccale* diffère à plusieurs égards de celui de la cavité branchiale. La cavité buccale se forme de la partie antérieure de cette même bande de substance embryonaire, dont la partie postérieure devient la cavité branchiale. Cette bande ne s'étend d'abord que jusque sous l'œil, où elle forme un petit renflement qui n'est visible qu'autant qu'on place l'embryon dans une position convenable (fig. 142, 143). Lorsqu'on examine la tête de l'embryon par devant, de manière à voir autant que possible sa face inférieure, on remarque que la substance qui, de profil, paraît comme une bande, a plutôt la forme d'une gouttière, qu'elle est concave à l'intérieur et bordée de deux courtes carènes latérales qui se prolongent en arrière et passent à la bande indivise de la cavité branchiale, dans le voisinage de la première fente branchiale (fig. 59 et 65). A cette époque, la cavité buccale est par conséquent représentée uniquement par la gouttière qui longe la face inférieure de la tête et l'ouverture du canal alimentaire; la bouche est située au fond de cette gouttière, là où les carènes latérales rencontrent le tube de la cavité branchiale. Pour mieux faire comprendre cette structure dans son ensemble, je la comparerai à une plume dont le bec représenterait la cavité rudimentaire de la bouche et le tuyau la cavité branchiale.

La cavité buccale est tapissée, dans toute son étendue, à l'intérieur comme à l'extérieur, de cellules de piment brun. Sa li-

mite postérieure est indiquée par une bande étroite de substance embryonaire située en avant de la première fente branchiale, et dans laquelle se développeront plus tard les cornes latérales de l'os hyoïde. Le développement ultérieur de la gouttière en une cavité fermée est très-simple. La bande étroite de l'os hyoïde, qui formait la première cloison de la cavité branchiale en bas, s'avance insensiblement vers le devant de la tête et ferme ainsi la gouttière primitive qui prend une forme de plus en plus tubulaire ; en même temps, l'ouverture buccale progresse toujours plus vers les yeux, et il arrive un moment où la gouttière qui d'abord ne se prolongeait pas au-delà des yeux, se ferme insensiblement jusque dans cette région. C'est alors aussi que se forment, sur les côtés et à la base de la cavité buccale, les diverses bandes cartilagineuses maxillaires, dont nous avons décrit le développement dans le chapitre du squelette. Pendant la formation de ces pièces solides, que recouvre un revêtement continu de la peau, la bouche demeure quelque temps stationnaire, et, à l'époque de l'éclosion, elle est encore située entre les yeux (fig. 86, 154), affectant la forme d'une ouverture transversale arquée, située à la face inférieure de la tête et formée absolument comme l'ouverture buccale d'un Requin ou d'une Raie. Après l'éclosion, la bouche progresse sensiblement en avant ; un mois plus tard, elle est déjà près de la limite antérieure de la tête (fig. 90), et je ne doute pas qu'après trois mois elle ne coïncide avec la pointe du museau, comme dans le poisson adulte.

La région dans laquelle se développent les cornes de l'os hyoïde est pourvue, dans l'origine, de vaisseaux sanguins arqués, comme ceux des vrais arcs branchiaux. Mais comme il ne se forme ici ni fentes ni franges branchiales, on ne saurait appeler les pièces correspondantes de véritables arcs branchiaux ; ce sont plutôt, pour me servir de l'expression im-

propre de M. Reichert, des arcs viscéraux ; aussi n'atteignent-ils pas la base du crâne, ce qui est cependant le véritable critère de tout arc branchial. Il est vrai que les cornes de l'os hyoïde possèdent quelques franges branchiales rudimentaires (fig. 166, z) qui persistent encore dans le poisson adulte sous la forme de *pseudo-branchies* ; mais elles ont perdu leur véritable signification, en ce qu'elles ne servent plus à la respiration ; elles ne sont qu'un *rete mirabile* préparatoire de la glande choroïdale, ainsi que cela résulte des belles recherches de M. J. Muller (*). Ces pseudo-branchies qui, vers l'époque de l'éclosion, apparaissent sous la forme de feuillets plissés, cachant de nombreuses ramifications vasculaires, sont fixées à la base du crâne, à l'endroit où les cornes de l'os hyoïde devraient se fixer au crâne (fig. 166) ; elles sont dès l'origine tout aussi rabougries et rudimentaires que l'arc branchial lui-même, dont elles font partie.

La cavité buccale est, comme l'on sait, complètement inerme chez la Palée adulte, et ce sont les bords tranchans des mâchoires qui font en quelque sorte l'office de dents. Les embryons, au contraire, ont cela de remarquable, que leur bouche présente une *armure dentée* vers l'époque de l'éclosion ; cette armure n'a, il est vrai, sa racine que dans la membrane muqueuse, mais elle sert, on n'en peut pas douter, aux jeunes poissons à saisir leur proie, qui se compose de Monocles, de Cypris et d'autres petits crustacés. Ces dents (fig. 166, 167) sont saillantes, coniques, pliées en arrière en forme de petits crochets, très-fortes et robustes, ensorte qu'elles résistent à la pression mieux que toutes les autres parties de l'embryon. On y reconnaît distinctement la substance dentaire extérieure et la cavité intérieure, occupée probablement par un sachet dentaire ;

(*) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. 4e partie. Mémoires de l'Académie de Berlin, 1840.

leur petitesse ne m'a pas permis de faire des recherches sur leur structure.

La distribution de ces dents est remarquable : elles sont presque toutes situées à la base du crâne ; deux grandes dents crochues sont placées en avant, immédiatement derrière le maxillaire supérieur, sur la plaque faciale du crâne ; une ou deux occupent la racine de chaque arc branchial, et enfin il y en a plusieurs sur l'arc pharyngien, en haut et en bas, ce qui fait que le passage de la cavité buccale à l'intestin est complètement garni de dents. Il n'y en a point aux maxillaires inférieurs, et, à l'exception de l'arc pharyngien, toutes les parties qui ferment d'en bas la bouche et la cavité branchiale en sont dépourvues.

4° LES ÉVOLVURES DE L'INTESTIN.

Nous comprenons sous cette dénomination trois organes différens qui relèvent réellement de l'intestin et qui sont, dans le poisson adulte, les appendices pyloriques, la vessie natatoire et le foie. Je n'ai pas pu observer les *appendices pyloriques*, par la raison qu'ils n'existent pas encore à l'âge de deux mois, chez la Palée ; ils ne semblent se former que beaucoup plus tard, peut-être seulement avec les organes sexuels. L'apparition de la vessie natatoire et du foie remonte au contraire à l'époque embryonique, ensorte que ces organes ont pu être étudiés dans tout leur développement.

En traitant du développement du tube intestinal, nous avons fait remarquer qu'à mesure que la couche de cellules destinée à la formation des intestins se transforme en tube intestinal, par l'écartement des cellules, ce même tube se bifurque derrière la ceinture thoracique, en un endroit où les cellules sont très-nombreuses, et que c'est la branche supérieure qui forme la continuation directe du tube intestinal, tandis que la branche inférieure se transforme en *canal cholédoque*. Ce développement

m'ayant semblé de nature à jeter quelque jour sur les formations par évolvure en général, que l'on a essayé de révoquer en doute dans ces derniers temps, je me suis appliqué à le poursuivre avec une attention toute particulière, et voici les résultats que j'ai obtenus : Les cellules du *foie* (ω) forment d'abord un amas informe, épais et très-serré, sans aucune trace de cavité (fig. 143). Ce sont absolument les mêmes cellules qui composent aussi l'intestin ; quant à leur dimension, elles tiennent à peu près le milieu entre les cellules embryonaires et les cellules épidermoïdales ; quelquefois elles sont rostrées et le plus souvent elles contiennent, dans leur intérieur, un noyau et un nucléolule distincts (fig. 138). Bientôt cependant, on observe quelques cavités au milieu de cette accumulation de cellules ; une large ouverture conduit de l'élargissement du tube intestinal, situé au dessus du foie, dans un canal en apparence cécal, qui pénètre dans le foie et détache à droite et à gauche des ramifications cécales. Souvent je n'ai cru apercevoir qu'un seul canal principal, auquel venaient aboutir toutes les ramifications latérales ; d'autres fois je vis plusieurs canaux latéraux aboutir non pas au canal principal, mais directement dans le tube intestinal (fig. 141). J'ai pu observer distinctement, dans plusieurs embryons, tous les passages entre le petit crochet, premier indice de ces cavités (fig. 143), et le canal déjà ramifié, tel que je l'ai représenté dans la fig. 141 : je me suis convaincu de cette manière, que ces ramifications ne naissent pas isolément dans la substance celluleuse pour entrer plus tard en communication avec le canal principal, mais que toutes les cavités partent du canal principal pour s'étendre dans toutes les directions. Bientôt ces ramifications se trouvèrent être si nombreuses qu'il me fut impossible de les poursuivre sous le microscope. Le foie appliqué d'un côté contre l'intestin, de l'autre contre le vitellus, avait maintenant l'air d'une éponge trouée de tous côtés, ce qui ne m'empêcha pas

de distinguer fort bien çà et là les grandes cavités des canaux principaux et les terminaisons cécales des petits, qui donnaient à la masse entière une apparence grenue, lorsqu'on l'examinait sous un faible grossissement (fig. 142). Ce qui gêne quelquefois l'observateur, c'est le développement du réseau vasculaire qui envahit insensiblement le foie, mais qui cependant n'est point antérieur au foie lui-même, comme l'a prétendu à tort M. Carus, sans doute pour n'avoir pas aperçu les premières agglomérations des cellules du foie ou pour les avoir mal interprétées. Le développement et les ramifications ultérieures des canaux glandulaires n'offrent pas un intérêt bien vif, une fois que l'on connaît leur mode de formation par évolvure.

La *forme* du foie varie peu aux différentes époques du développement. C'est d'abord, comme je l'ai fait remarquer plus haut, un amas arrondi de cellules, adhérant, d'une part à l'élargissement de l'intestin, et, d'autre part, au vitellus; mais sa face inférieure se dégage insensiblement de ce dernier, à mesure que celui-ci entre dans les parois abdominales, entre le foie et la ceinture thoracique. On voit alors, dans la partie antérieure du foie, une grande échancrure, dans laquelle se loge le reste du vitellus (fig. 88); sa face concave est encore maintenant appliquée contre l'intestin et particulièrement contre cette partie élargie du tube intestinal qui est destinée à devenir plus tard l'estomac et le duodénum. A mesure que le vitellus se résorbe, le foie se rapproche du cœur, et c'est ainsi que le canal cholédoque, d'abord très-court, s'allonge insensiblement. La vessie biliaire n'est pas encore visible à cette époque, bien que le foie ait acquis sa forme définitive (fig. 87).

L'évolvure de la *vessie natatoire* (16) s'opère d'une manière toute différente de celle du foie, et ce n'est que dans l'embryon éclos qu'on en observe les premiers rudimens. On voit alors, en dégageant l'intestin, un petit amas de cellules reposer sur

la paroi postérieure de l'ésophage, tout près de l'élargissement intestinal qui devient l'estomac. D'abord cet amas de cellules est très-solide et de forme semi-circulaire, mais bientôt il s'allonge en arrière et prend la forme d'une bourse à fond assez large et à col rétréci (16. fig. 87). Les cellules sont de vraies cellules intestinales. Il se forme, dans l'intérieur de ce groupe de cellules une cavité isolée, qui d'abord n'existe que dans la partie renflée en forme de massue, mais qui finit par gagner également la partie rétrécie. Pendant longtemps, cette cavité est isolée et sans aucune communication avec la cavité intestinale ; les cellules qui l'environnent sont rangées en pavé et se fondent en une membrane épaisse et solide. Ce n'est que deux ou trois semaines après l'éclosion, que la cavité de la vessie natatoire entre en communication avec l'intestin ; c'est un moment critique pour le jeune poisson qui cherche alors à gagner la surface de l'eau et y avale une si grande quantité d'air, que la vessie natatoire remplit presque à elle seule toute la cavité abdominale ; et comme cet air l'empêche de plonger, il reste immobile à la surface de l'eau. Beaucoup de poissons meurent à la suite de cette dilatation excessive et momentanée ; d'autres rendent de nouveau l'air inspiré, que l'on voit s'échapper de leur bouche sous forme de grosses bulles. J'ai vu souvent le même embryon renouveler plusieurs fois cet exercice, et il faut bien qu'à cette époque la vessie natatoire soit douée d'une grande élasticité, car je l'ai souvent trouvée, dans la jeune Palée, réduite à l'espace de fig. 87, après qu'elle avait rempli toute la cavité abdominale jusqu'en arrière lorsqu'elle était remplie d'air.

5° LES REINS.

Ainsi que nous l'avons dit en traitant de l'intestin, il n'existe, au commencement du développement des intestins, qu'une

seule grande couche celluleuse, située entre le vitellus et la corde dorsale; c'est cette couche qui forme la base des deux principaux organes de l'abdomen, de l'intestin et des reins. Nous avons également fait remarquer que cette couche celluleuse se bifurque au moyen d'une fente longitudinale et que la partie inférieure se transforme en canal intestinal, tandis que la supérieure forme les reins. Apres avoir étudié le développement du tube intestinal, il ne nous reste plus qu'à examiner la formation des reins.

Nés avec l'intestin, les *reins* (10) doivent être envisagés comme le premier organe sécréteur de l'embryon. Ils forment, au moment de leur séparation d'avec les cellules de l'intestin, une longue couche d'épaisseur moyenne, qui commence au dessus de l'anus par une accumulation assez considérable de cellules, puis, en s'amincissant, se prolonge le long de la corde dorsale et se termine par une accumulation analogue dans la ceinture thoracique, pres de l'épaule (fig. 136, 140, 142). Les cellules qui forment la couche des reins restent visibles bien plus longtemps que celles de l'intestin, et j'ai souvent vu des cellules isolées de cette couche se détacher et passer dans le courant du sang de l'aorte. Les cellules destinées à former l'*urètre* (?), se consolident les premieres et d'une maniere si rapide, que le plus souvent cet organe acquiert sa forme tubulaire avant l'intestin, dont il se distingue par ses parois plus claires. L'on observe en outre, dès l'origine, immédiatement au dessus de l'anus, un élargissement de l'uretre, par lequel se termine cet organe (fig. 38 et 142). La vessie apparait plus tard au même endroit, et l'on pourrait fort bien prendre le change sur ces deux organes et envisager l'élargissement dont nous venons de parler comme la vessie, n'était cette circonstance que, par la suite, vers le milieu de la vie embryonique (fig. 67, 71, 76), cet élargissement disparaît completement,

ensorte que l'uretre se trouve réduit a un filet tres-fin. Ce n'est que plus tard, vers l'époque de l'éclosion, que l'on voit reparaitre, a la même place, un autre élargissement qui est la vessie (fig. 85, 86 et 89). J'en conclus que le premier élargissement de l'uretre a une signification particulière ; je l'envisage comme un rudiment postérieur de la *vessie allantoide*, vessie qui, chez les animaux supérieurs, se forme par évolvure de l'intestin et dont la vessie des mammifères adultes représente la dernière modification. En effet, les poissons ayant la vessie à la face dorsale de l'intestin, il en résulte que l'allantoide, quand même elle se developperait, ne pourrait pas entrer dans les mêmes rapports avec l intestin que chez les animaux supérieurs; mais elle n'en est pas moins a l'état rudimentaire dans l'elargissement de l'uretre que nous venons de mentionner.

Mais revenons a l'*uretre:* c'est un tube allongé, fermé en arriere, s'étendant jusqu'a l'extrémité antérieure des reins, ou il parait être également fermé, de même que dans tout son trajet, le long de la face antérieure de ces derniers (fig. 142). Il se forme par conséquent indépendamment des canaux des reins et d'une maniere analogue a celle du tube intestinal, puisque ce sont des cellules d'abord tres-serrées, qui s'écartent pour former une cavité fermée de tous côtés, et ce n'est que plus tard qu'il entre en communication, d'une part, avec les canaux des reins, et d'autre part, avec l'anus. D'apres l analogie on devrait croire qu'il se forme deux uretres et qu'ils confluent en bas dans le voisinage de l'anus; mais il est tres-difficile d'arriver a une certitude a cet égard, puisque l'un recouvre ordinairement l'autre, lorsqu'on examine l'embryon de profil. Cependant j'ai vu quelquefois d'une maniere distincte les deux uretres sur des coupes et sur l'embryon lui-même, lorsqu'il était dans une position favorable (fig. 36 et 93).

Il est plus difficile de poursuivre le développement du *tissu des reins*, que celui d'autres organes, à cause de leur position qui ne change pas pendant tout le développement. Cependant, j'ai pu m'assurer que lorsque la structure celluleuse a disparu, au point que l'on n'en reconnaît plus une seule cellule, l'on voit, dans les reins, diverses cavités isolées, qui deviennent insensiblement des canaux et communiquent avec l'urètre comme c'est aussi le cas d'autres glandes. Quant à leur forme, les reins ne se modifient pas d'une manière sensible, depuis leur apparition jusqu'à l'état adulte.

Les reins ont évidemment une autre signification chez les poissons osseux que chez les animaux supérieurs ; ils ne correspondent pas aux véritables reins de ces derniers, mais bien plutôt à leurs avant-coureurs embryoniques, les *corps de Wolff*. Cette opinion a déjà été émise avant moi, et elle se trouve ici confirmée par l'apparition précoce de ces mêmes corps isolés, par le développement de leurs canaux sécréteurs et par leur position et leur extension le long de la colonne vertébrale, qui rappellent à tous égards les corps de Wolff. L'accumulation considérable de cellules à l'extrémité antérieure de ces corps est encore plus prononcée chez les Batraciens, où ils disparaissent aussi à l'âge adulte. C'est ainsi que la persistance des corps de Wolff pendant toute la vie devient un caractère important de la classe des poissons, qui la distingue de tous les autres animaux.

CHAPITRE X.

DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME SANGUIN.

—

1° LE COEUR.

Je me suis attaché à étudier avec une attention toute particulière les premières phases du développement de cet organe central, afin de m'assurer jusqu'à quel point tout ce que l'on a dit à ce sujet est fondé. On prétend généralement que, chez l'embryon du poulet, le sang se dirige dans une direction donnée avant que le cœur se meuve et même avant qu'il soit formé. On est même allé plus loin, et l'on s'est autorisé de cette opinion pour en conclure, contrairement aux résultats si précis de MM. Magendie et Poiseuille, que le sang était doué, chez certains animaux, d'un mouvement indépendant de l'action du cœur. Or, ce qui est vrai pour l'animal adulte, l'est aussi pour l'embryon, et, après ce que j'ai été à même d'observer, je me crois en droit d'affirmer qu'il n'existe aucune circulation sans le mouvement du cœur. Il est vrai, ainsi que l'a fait observer M. Valentin (*), que dans l'embryon du poulet, il

(*) Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen mit vergleichender Rucksicht der Entwickelung der Saugethiere und Vogel. Berlin. 1835. pag. 290.

est presque impossible de dire si le mouvement du sang part de l'aire vasculaire de la membrane germinative ou du cœur. « Les premières contractions du cœur se font, dit-il, sans qu'on remarque le moindre mouvement dans l'aire vasculaire ; mais il est à remarquer que ce dernier espace n'est jamais assez transparent pour permettre de porter un jugement sur les premiers mouvemens du sang répandu dans sa masse. D'un autre côté, chez les embryons de la Perche, le cœur semble entrer en activité avant que les vaisseaux sanguins se dispersent dans le corps et sur le vitellus ; cependant l'extrême transparence des embryons de poisson doit nous rendre très-circonspects dans les conclusions que nous pourrions nous croire autorisés à tirer de ces faits. »

J'insiste surtout sur cette dernière observation de M. Valentin, parce que mes propres observations sur l'œuf de la Palée confirment pleinement ce que ce savant anatomiste a dit de l'embryon de la Perche. J'ai observé pendant sept jours les mouvemens du cœur, sans apercevoir la moindre trace de circulation. J'ai vu les contractions de cet organe avant qu'il y eût une cavité ; plus tard, j'ai remarqué, dans cette même cavité, des cellules sanguines presque solitaires qui étaient chassées et roulées à peu près comme un piston dans une pompe foulante et qui, à chaque mouvement de systole, venaient frapper contre l'extrémité supérieure du tube du cœur, et, à chaque mouvement de diastole, étaient refoulées vers la partie inférieure de ce tube, où elles recommençaient leur évolution. J'ai eu l'occasion d'appeler sur ce fait remarquable l'attention de plusieurs de mes amis scientifiques, entre autres de M. Agassiz et de M. Miescher, de Bâle, qui l'ont observé avec le plus grand intérêt, et je me crois dès-lors en droit d'admettre comme un fait démontré, *qu'il existe des mouvemens du cœur avant l'apparition du sang et que tout mouvement du sang*

dans l'embryon est déterminé par le cœur. Malgré les difficultés que présentent les recherches de ce genre, l'on m'accordera, je l'espère, que des observations continuées pendant sept jours sur les mêmes individus sont suffisantes pour conduire à des résultats positifs.

Le premier *rudiment du cœur* apparait, dans l'œuf de la Palée, à peu près vers le milieu de la troisième semaine après la fécondation (fig. 33). On voit alors se former, dans l'enfoncement que l'embryon détermine sur le vitellus, derrière la courbure céphalique, à une distance à peu près égale de l'œil et de l'oreille, une accumulation de cellules embryonaires (ꝁ) pénétrant profondément dans l'enfoncement du vitellus, dont cette accumulation occupe le centre. Ces cellules sont séparées par un étranglement, d'un second groupe de cellules, qui est situé immédiatement au dessous de la vessie auditive et qui forme le rudiment de la nageoire pectorale (ꝛ). La saillie de l'embryon contre le vitellus, produite par l'accumulation des cellules dont nous parlons, n'est visible que de profil, et même dans cette position, elle n'est pas toujours distincte, attendu qu'elle est en partie cachée par les bords saillans de l'enfoncement du vitellus. Dans l'origine, cette accumulation de cellules n'est qu'imparfaitement séparée des cellules embryonaires, et les cellules épidermoïdales se confondent également avec elle. Mais plus l'accumulation grandit (et l'accroissement en est très-rapide, à tel point que ses dimensions surpassent bientôt celles du rudiment de la pectorale), plus les cellules qui la composent se détachent des cellules épidermoïdales, en formant un tissu indépendant, qui les entoure comme un sac. Quand la séparation de ces deux tissus celluleux, de la peau et du cœur, est un peu avancée, on observe les premières contractions du cœur, qui est maintenant très-reconnaissable à ses mouvemens et à sa forme particulière.

Le *cœur* représente à cette époque un corps solide, allongé, sans aucune cavité (fig. 34). Il est placé verticalement sur l'axe du corps, ensorte qu'une ligne tirée par son milieu passerait exactement par le centre du vitellus. Dans cette position, il occupe le centre de l'enfoncement du vitellus, que nous venons de mentionner ci-dessus, et son extrémité supérieure est attachée à l'angle de la courbure céphalique de l'embryon. Le vitellus s'élève des deux côtés par dessus le cœur, de manière que pendant longtemps, on ne peut le voir qu'à travers les bords saillans de l'enfoncement vitellaire, entre lesquels il est en quelque sorte caché. Sa forme est allongée, un peu arquée, pointue vers l'embryon, aplatie et élargie vers le vitellus, où il a en quelque sorte sa base. Vu de profil, il n'est pas entièrement droit, mais sa forme est plutôt celle d'un S; son extrémité pointue est tournée en avant vers la tête; mais son bord antérieur est un peu arqué en arrière; son bord postérieur est sensiblement convexe, ce qui le fait paraître renflé au milieu. Il se rétrécit du côté du vitellus et présente ici une base patelliforme assez sensible, qui repose sur la membrane vitellaire, mais dont les contours ne sont pas circonscrits d'une manière bien précise: il semble au contraire qu'elle se perd insensiblement dans une couche celluleuse inférieure au revêtement épidermoïdal du vitellus et dont les cellules, bien que destinées au développement ultérieur du cœur et du sang, n'ont cependant pas encore une forme précise.

Lorsqu'on examine le cœur sous un fort grossissement, on reconnaît distinctement les différentes cellules dont il se compose et qui représentent comme autant de rangées de perles (fig. 137.) Ainsi que nous l'avons dit, ces cellules ne diffèrent en rien de celles de la masse embryonaire; seulement elles sont moins serrées et adhèrent, à ce qu'il paraît, entre elles au moyen d'une substance intercellulaire gélatineuse, dans la-

quelle elles sont enfoncées. Néanmoins, chaque cellule conserve longtemps son indépendance et ce n'est que fort tard qu'elles se rangent en fibres celluleuses et en véritables fibres musculaires. Aussi distingue-t-on pendant longtemps chaque cellule de ses voisines. Il n'existe aucune cavité dans la substance celluleuse (fig. 34) : les cellules sont, au contraire, partout accumulées de la même maniere ; ce qui n'empêche pas qu'on n'aperçoive des contractions bien avant qu'il n'existe de cavité. A la vérité, ces contractions sont lentes ; on n'en compte guere que quinze ou dix-huit par minute, mais elles sont assez régulieres et commencent a la base élargie du cœur, d'où elles se propagent lentement en avant. Elles ne ressemblent en rien aux contractions vermiformes de l'intestin, mais rappellent bien plutôt celles des fibres musculaires, telles qu'on les observe sous le microscope dans les insectes, c'est-a-dire, que le cœur commence par se recourber en arriere pres de sa base, et le mouvement se continue ainsi d'une maniere ondulatoire de bas en haut du côté de l'embryon. Ces mouvemens sont fort distincts de ceux que le cœur affecte par la suite, lorsqu'il est pourvu d'une cavité. A cette époque, les deux parois opposées se replient en dedans comme dans les contractions de l'intestin, ou plutôt elles se rétrécissent en forme d'anneau, et ce rétrécissement se continue vers le haut ; maintenant, au contraire, on voit un enfoncement se former vis-a-vis de l'endroit où se montre un repli, tandis que la forme normale se rétablit en bas.

Quels sont les rapports des cellules avec ces contractions ? c'est ce que je n'ai pas pu déterminer. Je n'ai jamais remarqué en elles aucun changement pendant ces mouvemens, ni élargissement, ni rétrécissement ; c'était plutôt la masse entière du cœur qui était affectée dans son ensemble, et les différentes cellules ne semblaient y prendre qu'une part passive.

Bientôt cependant, les cellules commencent par s'écarter au

milieu du cœur pour se consolider davantage sur les parois extérieures. Cet écartement détermine au centre une *cavité*, dont la forme correspond en général à celle du contour du cœur (fig. 36, 37, 38) ; c'est-à-dire qu'elle se termine en pointe vers le haut, s'élargit plus bas, se rétrécit de nouveau près de la base et atteint enfin une largeur considérable à la base même, là où elle touche le vitellus. C'est ici que se forment les premiers rudimens des vaisseaux ou en d'autres termes les sinus veineux du cœur; le blastème cellulaire de la base devient creux et se divise en deux feuillets dont le supérieur se continue dans les parois du cœur, tandis que l'autre repose immédiatement sur le vitellus et se continue dans la couche celluleuse dont se forme principalement le sang et que nous nommons la *couche hématogène* du vitellus. La cavité du cœur se compose maintenant de deux parties : l'une large et aplatie (*y'*), repose sur le vitellus, et aboutit, sous un angle à peu près droit, dans l'autre, celle du cœur proprement dit, qui est verticale et conique (*y''* fig. 36 et 38). La forme extérieure du cœur est modifiée en ce sens, que sa partie moyenne s'est notablement renflée et présente une circonférence plus grande que le col et la tige réunis.

Le changement le plus remarquable que l'on observe par suite de ces modifications, consiste dans les rapports tout différens du cœur avec les parties environnantes. Lors de sa première apparition la courbe céphalaire était encore très-prononcée et l'extrémité antérieure de la tête enfoncée de telle manière dans le vitellus, que la voûte de ce dernier cachait à peu près toute la partie inférieure de l'œil (fig. 31 et 34) ; en même temps, la saillie formée par le blastème du cœur et de la nageoire pectorale empiétait à tel point sur le vitellus, que le cœur se trouvait placé verticalement dans l'enfoncement correspondant, sans que son extrémité supérieure dépassât le bord

du vitellus, et la couche épidermoïdale passait par dessus son col pour se continuer immédiatement sur le vitellus (fig. 136). Maintenant, au contraire, l'embryon et le vitellus s'écartent spontanément et laissent entre eux un espace vide, recouvert par un sac de la couche épidermoïdale et destiné à donner pleine liberté aux mouvemens du cœur. On ne saurait douter que cette singulière métamorphose n'ait lieu de la manière suivante. La couche épidermoïdale dont nous avons décrit ci-dessus l'accroissement, constituait, avant la formation du cœur, un revêtement uniforme du vitellus s'étendant horizontalement sur ce dernier en partant des flancs de l'embryon, au niveau de la corde dorsale. A mesure que le cœur se développe, la courbe céphalique qui, à son apparition, était assez prononcée (fig. 31, *s*), disparaît assez vite, la courbe nuchale (fig. 31, *t*) devient plus prononcée et le sommet de l'angle formé par elle s'élève au dessus du globe vitellaire. A l'extrémité de la tête, au contraire, la partie inférieure de l'embryon reste adhérente à la surface du vitellus aussi longtemps que le maxillaire inférieur et les appareils hyoïde et branchial ne sont pas encore formés; il en est de même dans la région du foie, où la ceinture thoracique réunit l'embryon au vitellus, et c'est ainsi qu'il se forme entre la tête et le foie un grand espace conique dont la base repose sur le vitellus, dont le sommet correspond à la courbe nuchale, et au milieu duquel le cœur est suspendu librement et exécute sans gêne tous ses mouvemens. Cet espace est recouvert par la couche épidermoïdale celluleuse qui forme un sac étendu par dessus tout l'espace dans lequel se montrent les premières traces de la couche hématogène du vitellus. C'est ce sac de la couche épidermoïdale que nous avons nommé *le sac péricardial* (fig. 136, 137, 142). Il est vrai qu'il est à peine visible lorsqu'on examine l'embryon de profil, car la membrane celluleuse est si mince qu'il échappe complètement à l'œil dans

cette position ; mais si l'on examine l'embryon dans une position telle que le représente la fig. 37, il suffira d'un coup d'œil pour se rendre compte des particularités que nous venons d'indiquer. On distingue alors fort bien la coupe de l'espace conique circonscrit par la membrane celluleuse (*r*, fig. 37), et l'on voit distinctement le contour extérieur du vitellus passer sans interruption de cet espace à la ceinture thoracique de l'embryon. Le sac péricardial est tout-à-fait analogue au sac abdominal que nous avons décrit en traitant de l'intestin, et ces deux espaces se confondraient certainement si la membrane celluleuse qui les forme n'était fixée à la ceinture thoracique. Le sac péricardial paraît rempli d'un liquide clair et transparent dans lequel j'ai vu souvent des cellules isolées mises en mouvement par les battemens du cœur, absolument comme dans le cœur lui-même.

A côté de ces modifications, la séparation de l'embryon du vitellus et le raccourcissement du crâne déterminent à leur tour des changemens particuliers dans la *position du cœur* vis-à-vis de l'embryon. La pointe du cœur se trouve refoulée plus en arrière ; elle est dirigée vers l'oreille, et l'axe du cœur, au lieu de coïncider avec le milieu du vitellus et du cerveau, est tellement déplacé, qu'il correspond maintenant à une ligne passant par l'oreille et le centre du réservoir huileux, c'est-à-dire que sa pointe est en arrière et sa base en avant (fig. 36). Cette position est d'autant plus remarquable que, peu de temps après, le cœur, après s'être rapproché du corps, a de nouveau sa base en arrière et sa pointe en avant, se plaçant ainsi de nouveau dans l'axe du corps, après avoir formé avec lui un angle rectangle et plus tard un angle obtus.

A mesure que la *cavité du cœur* se développe, le sang commence à apparaître. Cette cavité est évidemment remplie d'un liquide clair et transparent, dans lequel flottent quelques vésicules de sang, au nombre de trois ou quatre, et dont les mou-

vemens indiquent suffisamment que l'espace qui les renferme est une cavité close, car on les voit se porter alternativement contre la pointe du cœur, dans les mouvemens de contraction, et contre la base, dans les mouvemens de dilatation, faisant toujours la même route sans jamais changer de direction. J'ai passé des heures entieres a examiner cette rotation, sans qu'une seule de ces vésicules se fût échappée de la cavité du cœur. C'est au reste un sujet sur lequel nous reviendrons en traitant de la formation du sang.

Bientôt la *circulation* commence a s'établir, et avec elle surviennent de nouvelles modifications dans la forme du cœur. Jusqu'ici, le cœur présentait un renflement vésiculaire médian, une base plate et une tige amincie (fig. 136 et 38); sa position était a angle droit avec l'axe de l'embryon; maintenant, au contraire, les divisions ultérieures commencent à se montrer, en même temps que sa position change considérablement.

Le courant artériel qui part du cœur est d'abord simple et ne se ramifie que plus loin. La pointe du cœur devient le bulbe de l'aorte et la partie vésiculaire, le ventricule, mais sans que ces cavités se séparent. Il n'en est pas de même de la partie veineuse ou de l'oreillette. Les veines du corps et du vitellus se réunissent de chaque côté en un courant principal, se déversant par une embouchure particuliere dans l'oreillette qui, par suite de cette disposition particuliere, se divise dans sa partie postérieure en deux sinus, les ductus Cuvieri. Voici quelle est a peu pres a cette époque la forme du cœur (fig. 42, 44, 46, 49, 142 et 143) : son extrémité supérieure ou le *bulbe aortique* (f^1), qui est situé à peu prés verticalement sous l'oreille et caché dans la masse embryonaire, est assez mince et un peu voûté en arriere. Cette voûte et l'enfoncement correspondant de la face antérieure obligent le sang a prendre sa direction en

avant. Dans l'origine, cette partie du cœur passe au second espace qui est le *ventricule* (½), sans qu'il y ait une limite bien tranchée entre les deux (fig. 42 et 44); mais peu à peu le ventricule se détache du bulbe, dont la base se dilate, tandis que sa pointe s'allonge insensiblement, devient plus mince (fig. 49 et 72) et prend ainsi absolument la même forme que dans le poisson adulte (fig. 86). C'est aussi de la même manière que se forme le ventricule (½) : il n'est d'abord que la continuation du bulbe de l'aorte, dont il ne se distingue que par sa largeur beaucoup plus considérable, et il présente en arrière une large ouverture, par laquelle il communique avec *l'oreillette* (½) (fig. 42); mais peu à peu il se sépare de l'oreillette aussi bien que du bulbe de l'aorte, et commence à prendre une forme de plus en plus vésiculaire (fig. 49 et 72). Toutefois, les étranglemens ne se correspondent pas exactement : mais comme les cavités naissent de plis onduleux, elles se débordent dans l'origine, et ce n'est que peu à peu qu'elles se placent vis-à-vis les unes des autres. Cette disposition frappe au premier coup d'œil, lorsqu'on compare la fig. 49 avec la fig. 72. L'étranglement antérieur qui, dans la première de ces figures, sépare le ventricule du bulbe de l'aorte, est situé à peu près à l'opposite du renflement du bulbe, de même que l'étranglement inférieur entre le ventricule et l'oreillette est opposé au renflement inférieur du ventricule; dans la fig. 72 au contraire, tous les étranglemens se correspondent et représentent par conséquent trois régions distinctes et bien séparées. L'étranglement qui sépare le ventricule de l'oreillette n'est pas uniforme de tous côtés, mais se développe davantage sur le côté gauche que sur le côté droit, ensorte qu'à une certaine époque de la vie embryonique, peu de temps avant l'éclosion, le côté gauche fait une forte saillie en arrière, ce qui reporte la communication entre le ventricule et l'oreillette tout-

a-fait à droite, où elle est située un peu avant l'étranglement (fig. 75). Mais dès que, après l'éclosion, le cœur commence à se retourner, le côté gauche du ventricule devient le côté inférieur et la saillie bursiforme prend insensiblement une forme pyramidale qui caractérise le ventricule du poisson adulte. Par suite de ce déplacement, l'ouverture veineuse du ventricule, qui d'abord était située à droite, se trouve transférée en haut et en avant.

L'*oreillette* (g) subit peu de changemens importans dans sa forme. Ainsi que nous l'avons dit, elle naît de la base patelliforme du cœur; et c'est cette circonstance, ainsi que le développement primitif très-considérable des veines vitellaires, qui fait qu'elle est appliquée si intimement contre le vitellus, et que le sang, pour arriver au ventricule et au bulbe de l'aorte, est obligé de décrire un angle droit. Les deux sinus veineux, qui forment son extrémité postérieure, sont tournés en haut et appliqués contre l'embryon, en dedans de la ceinture thoracique, où ils reçoivent les veines jugulaires et, plus tard, les veines cardinales. Ces deux sinus sont d'abord placés presque verticalement sur l'oreillette proprement dite, surtout lorsqu'on examine l'embryon de côté (fig. 42, 46, 49); mais plus le cœur se serre contre l'embryon, et plus ils sont refoulés en arrière, ensorte que l'angle qu'ils forment avec l'axe longitudinal de ce dernier, s'efface de plus en plus (fig. 56, 72), jusqu'à ce qu'à la fin l'oreillette se présente sous la forme d'un large espace, prolongé de chaque côté en un tube, descendant le long des ceintures thoraciques; ces tubes sont les *ductus Cuvieri*.

Pendant que le vitellus se dégage toujours plus de la région du cou et que la charpente de la langue et des branchies se développe, l'oreillette, d'abord si fortement appliquée contre le vitellus, commence à se détacher de ce dernier et prend une

position toujours plus rapprochée de la colonne vertébrale, en même temps que les ductus Cuvieri se raccourcissent ; mais elle ne prend aucune part à la rotation du cœur ; ce qui fait que les ductus Cuvieri se maintiennent aussi dans leur position horizontale. La contraction du cœur d'avant en arrière exerce, en revanche, une très-grande influence sur eux et sur la masse du sang qu'ils renferment. D'abord, et aussi longtemps que l'oreillette adhérait encore par toute sa face inférieure au vitellus, le courant sanguin était obligé de monter verticalement dans le ventricule ; mais à mesure qu'elle se rapproche de la colonne vertébrale, l'angle devient toujours plus obtus et sa direction se rapproche toujours plus de celle du ventricule ; il arrive ainsi que, par l'effet du déplacement des différentes parties du cœur, le ventricule se trouve placé insensiblement au-dessous de l'oreillette (fig. 89 et 90), et le résultat de cette position est que le courant de l'oreillette est obligé de se recourber en bas et même en arrière pour regagner le ventricule.

Les rapports du cœur et de ses différentes parties avec l'axe du poisson sont de la plus haute importance, et des opinions très-divergentes ont été publiées à ce sujet par MM. Rathke et de Baer, qui, il est vrai, ont choisi pour leurs recherches des poissons appartenant à des genres différens. M. Rathke (*), dans son Embryologie de la Baveuse vivipare (*Blennius viviparus* Cuv.), prétend que les différentes parties du cœur sont situées de manière que l'oreillette occupe le côté droit, le ventricule, le côté gauche. M. de Baer (**), au contraire, observa une position toute différente du cœur dans la petite Brême (*Abramis Blicca*) ; il suppose que la position toute contraire à celle des vertébrés en général, que Rathke avait remarquée dans

(*) Abhandlungen zur Bildungs-und Entwickelungsgeschichte der Thiere. 2e part. pag. 55, fig. 29-33.

(**) Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Fische, p. 26.

la Baveuse, était due à l'influence du vitellus. M. Rathke, de son côté, confirme dans un ouvrage plus récent (*) ses précédentes observations et ajoute que l'on remarque, chez les Syngnathes, une position semblable du cœur dans les derniers temps de leur développement, tandis qu'au commencement le ventricule et l'oreillette sont situés l'un derrière l'autre.

La déviation du plan général était dès-lors démontrée pour certains poissons, et la Palée m'en fournit un autre exemple. Voici quelle est la position que j'ai observée dans l'embryon de la Palée (fig. 43, 51, 55, 75, 86 et 90). Le cœur est en général toujours plus rapproché du côté droit que du côté gauche : il ne gagne la ligne médiane que plus tard, et jamais sa masse principale n'est du côté gauche, si ce n'est après l'éclosion. Une fois que les trois divisions sont bien distinctes, la masse principale du cœur occupe le côté droit, quand le bulbe de l'aorte est très-contracté (fig. 51) et que l'oreillette et le ventricule se remplissent de nouveau de sang. L'oreillette est alors dilatée à gauche ; sa paroi droite présente un léger enfoncement ; sa paroi gauche et convexe, au contraire, ne dépasse un peu la ligne moyenne que dans sa partie postérieure, là où elle passe au ductus Cuvieri gauche. A l'état très-dilaté, le côté gauche du ventricule est séparé de l'oreillette par une profonde échancrure, et comme le ventricule paraît également voûté à droite, on peut dire que sa forme entière est presque globuleuse. Cependant, il n'est pas distinctement séparé de ce dernier côté, mais passe insensiblement à l'oreillette ; son bord externe droit atteint presque le bord extérieur de l'embryon. Le bulbe de l'aorte est placé comme un petit bouton au sommet et son ouverture est dirigée vers la ligne médiane.

(*) Entwickelungsgeschichte der Natter, pag. 50.

Dans cet état de dilatation, la forme totale du cœur paraît plus ramassée que de coutume et ses différentes parties plus rapprochées les unes des autres. Dès que la contraction commence, la position du cœur change quelque peu (fig. 55); celui-ci s'étend considérablement et tend à gagner la ligne médiane, quoique sa masse principale soit encore du côté droit, et comme l'oreillette ne se contracte pas simultanément avec les autres parties d'avant en arrière, à cause des deux sinus latéraux par lesquels elle est fixée, mais seulement latéralement, il en résulte qu'elle s'allonge beaucoup plus que le ventricule; et sa paroi gauche, ainsi que celle du ventricule, qui se contracte d'une manière plus sphérique, dépasse légèrement la ligne médiane. Le renflement de la paroi gauche de l'oreillette, qu'on aperçoit au moment de la dilatation, est remplacé au moment de la contraction par un enfoncement, et c'est, en revanche, la paroi droite qui se renfle; l'échancrure du côté gauche entre le ventricule et l'oreillette est aussi plus profonde et correspond maintenant au sinus de droite, ensorte que la communication entre l'oreillette et le ventricule est presque entièrement fermée. Le ventricule lui-même, globuleux et réduit à son minimum de dimension, dépasse la ligne médiane du côté gauche. Il en résulte qu'à l'état de contraction, l'oreillette est renflée à droite et le ventricule à gauche (fig. 55), et qu'au moment de la contraction, une grande partie du cœur se porte sur le côté gauche de l'embryon, tandis que dans la dilatation presque toute sa masse se voit du côté droit. On saisira facilement ces différens rapports en comparant les fig. 51 et 55.

Bientôt ces rapports, qui d'abord n'étaient visibles que pendant la contraction, deviennent permanens, le cœur se rapproche de la ligne médiane, mais de telle sorte que son bord gauche seul la dépasse dans toutes les positions, tandis que sa

masse principale reste toujours du côté droit. L'oreillette présente maintenant un renflement considérable à droite ; et le petit renflement (fig. 75) que la paroi gauche de l'oreillette offre encore, provient uniquement de ce que le choc du courant veineux est plus fort à droite qu'à gauche ; aussi ce renflement n'existe-t-il qu'autant que l'oreillette est dilatée et disparaît avec la contraction. A l'état d'expansion, la paroi droite de l'oreillette passe sans interruption à la paroi du ventricule, tandis que l'échancrure qui les sépare à gauche est très-profonde ; à l'état de contraction, au contraire, la paroi droite et la paroi gauche de l'oreillette se rapprochent tellement que le passage de celle-ci au ventricule en est presque fermé : alors aussi la paroi du ventricule est fortement renflée à gauche ; à droite, elle est légèrement arquée dans l'état d'expansion, plus aplatie dans l'état de contraction ; le bulbe de l'aorte enfin est mieux séparé du ventricule à droite qu'à gauche.

Le cœur en est à cet état peu de temps avant l'éclosion. Une nouvelle phase commence plus tard, qui complique la position de cet organe. Je veux parler de la *rotation du cœur*, qui se manifeste dans les premières époques qui suivent l'éclosion. Cette rotation s'effectue d'une manière diamétralement opposée à ce qu'elle est chez les autres animaux : au lieu de la paroi droite du ventricule, c'est la paroi gauche qui devient l'inférieure. On comprendra aisément ce renversement, en comparant les figures 75 et 86, avec le cœur d'un poisson adulte. Chez les embryons, l'étranglement qui sépare le ventricule de l'oreillette est à gauche et le canal par lequel ces deux cavités communiquent, à droite ; dans le poisson adulte, au contraire, le canal de communication est au bord supérieur du ventricule et l'oreillette est placée au dessus de ce dernier.

Il est vrai que, dans le poisson adulte, les différentes parties du cœur se sont superposées, de manière que l'oreil-

lette repose au dessus du ventricule et que sa communication avec le ventricule se trouve en avant, sur le côté postérieur de ce dernier. Mais, en réalité, ceci n'influe que peu ou point sur la rotation; il résulte d'ailleurs de l'étude de l'embryon nouvellement éclos (fig. 86), que la rotation s'accomplit bien avant la superposition, pendant que les parties du cœur sont encore de champ. En effet, à l'époque de l'éclosion, la pointe postérieure du ventricule dépasse à peine le bord antérieur de l'oreillette, et vues de profil, les deux cavités sont encore à peu près en droite ligne (fig. 85); et pourtant la rotation du cœur s'est déjà effectuée, et l'échancrure entre le ventricule et l'oreillette se trouve déjà à la face inférieure du cœur. Ce n'est qu'après l'éclosion que l'oreillette tend à regagner le haut, tandis que le ventricule s'étend, au contraire, en bas, en même temps que sa pointe se développe en arrière. Il arrive ainsi que dans un embryon d'un mois (fig. 89, 90, 91), les deux cavités sont presque superposées verticalement, et que vue d'en bas l'oreillette est presque entièrement cachée par le ventricule. De cet état au développement complet du cœur, tel qu'il existe dans le poisson adulte, il n'y a qu'un pas, ainsi que cela résulte des données ci-dessus.

Les rapports du *péricarde* et du vitellus avec le cœur ne sont pas non plus sans importance. Nous avons vu plus haut comment, par suite du développement considérable de la courbe nuchale et de la disparition de la courbe céphalique, ainsi que par suite du dégagement de l'embryon du vitellus, le cœur se trouve enfermé dans un grand sac conique, dont le sommet coïncide avec la pointe du cœur, dont la base repose sur le vitellus et dont les parois sont formées par le prolongement de la couche épidermoïdale de l'embryon. A mesure que l'intestin et les parois du ventre se détachent du vitellus, le maxillaire inférieur et l'appareil hyoïde se développent aussi de leur côté,

ce qui fait que la tête se dégage toujours plus de la surface du vitellus. Par suite de ce dégagement, le vitellus est refoulé en arrière et se reporte vers le canal vitellaire qui aboutit dans l'intestin, derrière la ceinture thoracique, tandis que la courbure nuchale s'efface insensiblement. Toutes ces circonstances font que le vitellus se serre contre l'embryon à l'endroit du cœur, et c'est sans doute dans ce rapprochement du corps et du vitellus qu'il faut chercher la cause pour laquelle le cœur échange insensiblement sa position verticale primitive contre une position horizontale.

Il en résulte que le sac péricardial se rétrécit insensiblement : peu à peu le maxillaire inférieur et l'appareil hyoïde se détachent du vitellus, et ce dégagement qui s'opère d'avant en arrière, rapetisse de plus en plus le sac péricardial, dont la position, de verticale qu'elle était, devient, comme celle du cœur, horizontale et parallèle à l'axe de l'embryon. La base du cône s'est retirée avec le vitellus en arrière et sa pointe est portée en avant, et c'est ainsi que le cône péricardial prend insensiblement la forme que nous lui connaissons dans le poisson adulte, sa base étant tournée vers la cavité abdominale et son sommet vers la tête. Les bras horizontaux de la ceinture thoracique s'allongent en même temps et se consolident des deux côtés du sac péricardial, sous la forme de plaques destinées à protéger les tissus du péricarde. La membrane la plus interne du sac péricardial qui, comme l'on sait, tapisse, dans le poisson adulte, le cœur et l'espace péricardial de la même manière que le péritoine tapisse l'intestin et les parois du ventre, semble se former de la manière suivante : des cellules se déposent dans le liquide qui remplit dans l'origine le sac péricardial et y forment une couche continue qui tapisse le cœur et les parois du sac péricardial. Ce qui semblerait surtout le prouver, c'est que ce liquide, que l'on observe très-bien dans le commence-

ment de la formation du sac péricardial, disparait avec la formation de cette couche interne du péricarde, et qu'il n'en existe plus aucune trace dans le poisson adulte.

2° DÉVELOPPEMENT DU SANG ET DES VAISSEAUX SANGUINS.

Le développement du *sang* et de ses cellules en particulier est de toutes les parties de l'embryologie celle qui a le plus fixé l'attention des anatomistes et donné lieu aux opinions les plus contradictoires. Aussi, rien ne semble plus difficile que d'arriver à la connaissance de l'origine de ces cellules, qui, à peine formées, sont déjà entraînées dans le courant du sang où elles subissent de nombreuses modifications, tout en poursuivant leur chemin à travers le corps de l'embryon. On ne doit donc pas trop s'étonner des hypothèses bizarres qui ont été proposées pour expliquer ces modifications; car avant de connaître la nature cellulaire de tous les tissus embryonaires, on n'avait aucun point de repère pour les observations que l'on avait été à même de faire jusque-là sur les cellules du sang. M. Schultz (*), le premier, a fait sur le développement des cellules du sang dans le poisson des observations importantes. Les observations de M. Baumgärtner (**) sont plus anciennes, mais elles pèchent par le manque de précision; aussi ont-elles conduit leur auteur à des résultats trop hasardés pour mériter une grande confiance. M. Schultz a cherché à prouver que, dans la Perche et les Cyprins, les globules du vitellus se transforment en noyaux autour desquels se forme plus tard une enveloppe cellulaire, absolument comme M. Schleiden décrit le développement des cellules des plantes; il présente en outre les noyaux comme fixés à la face interne de l'enveloppe, avant d'occuper le milieu de la cellule, et envisage en général le vitellus comme

(*) Das System der Circulation. Stuttgardt, 1836. Pag. 34.

(**) Beobachtungen über die Nerven und das Blut. Freiburg, 1830.

le laboratoire où se forment les cellules du sang, et les granules de ce vitellus comme les noyaux de ces cellules. C'est de cette manière au moins qu'il nous représente le développement des cellules du sang dans le poulet. Il en est autrement des Batraciens, chez lesquels, d'après le même auteur, la formation des cellules offre un type très-différent. M. Schwann(*) allègue le développement des cellules du sang, tel qu'il a été décrit par M. Schultz, comme une preuve en faveur des lois établies par lui et M. Schleiden sur le développement des cellules en général.

Nous croyons devoir appeler dès ici l'attention sur une difficulté de cette manière de voir, c'est que M. Schultz comprend sous le nom de globules vitellaires, tantôt les noyaux des cellules vitellaires (dans le poulet), tantôt le contenu grenu de ces cellules (dans la grenouille), et il est probable que, dans les poissons dont il parle, il entend par-là les cellules elles-mêmes qui sont très-petites. Il confond ainsi sous cette dénomination trois objets très-différens. En outre, le mode de formation des cellules sanguines tel qu'il est décrit par cet auteur ne s'accorde guère avec la théorie de M. Schwann, qui veut que chaque cellule se forme au moyen d'un noyau, qui s'entoure d'une membrane cellulaire. En effet, en supposant les observations de M. Schultz exactes, nous aurions ici deux cas fort différens à considérer, l'un où, dans le développement des cellules du sang chez le poisson, une cellule (vitellaire), deviendrait le noyau (d'une cellule sanguine), et l'autre où, dans le développement du sang chez le poulet, un noyau sorti de sa cellule (d'une cellule vitellaire) s'entourerait d'une autre cellule (sanguine). Ces deux cas sont, comme on le voit, incompatibles avec la théorie de M. Schwann.

(*) Microscopische Untersuchungen, Pag. 77.

M. Valentin (*) envisage les corpuscules du sang chez l'adulte non pas comme des cellules, mais comme des noyaux, et les noyaux comme des nucléolules, en s'appuyant surtout sur le peu de sensibilité des corpuscules de l'embryon pour l'acide acétique, cette différence étant, selon lui, le caractère général des noyaux, et c'est à cette opinion que mes recherches m'ont aussi conduit.

Si j'ai bien compris la théorie un peu diffuse de M. Reichert (**), cet auteur envisage chez les grenouilles le foie et le pancréas, et, chez le poulet, l'aire vasculaire comme le laboratoire du sang; il prétend que les cellules du sang naissent comme une nouvelle génération dans les cellules-mères du vitellus. Il combat dès-lors les indications de M. Schwann sur la formation des cellules du sang dans le poulet, et prétend qu'il est impossible de distinguer les cellules primitives du sang des autres cellules embryonaires.

M. Filippi (***) interprète encore d'une autre manière la formation du sang dans le Boulereau (*Gobius fluviatilis*). Suivant cet auteur, les gouttes d'huile de l'œuf, d'abord très-grandes et peu nombreuses, se diviseraient en fines gouttelettes qui s'entoureraient d'une membrane, et deviendraient plus tard les noyaux des cellules du sang dans l'embryon. Il voit dans ce mode de développement la confirmation des recherches d'Ascherson (****) qui prétend que toutes les fois que des substances graisseuses entrent en contact avec une substance albumineuse, il se forme une membrane celluleuse autour de la graisse. Mais ce qui prouve bien que cette théorie n'est en aucune façon applicable aux cellules du sang des Salmones, c'est le fait que les goutte-

(*) Dans R. Wagner Lehrbuch der Physiologie, 1839. Pag. 133.

(**) Das Entwicklungsleben, Pag. 23 et 140.

(***) Memorie sullo sviluppo del Ghiozzo d'Acqua dolce. Milan, 1841.

(****) Archives de Muller, 1840. Pag. 44.

lettes d'huile, d'abord petites et isolées, se réunissent dans le cours du développement en une seule grande goutte. J'ai d'ailleurs lieu de croire que M. Filippi s'est trompé dans ses observations et qu'il a pris à tort les grandes cellules de la couche épidermoïdale du vitellus pour des gouttes d'huile.

D'après mes propres observations, il n'existe, dans l'origine, aucun foyer particulier pour la formation des cellules du sang ; mais partout où des vaisseaux doivent se former, des cellules se détachent çà et là et sont emportées par le courant. En conséquence je suppose que toute cellule de l'embryon peut se transformer en cellule du sang, et que l'uniformité de ces dernières ne leur est acquise que par une série de métamorphoses subséquentes qui affectent chaque cellule et lui donnent le cachet particulier des cellules du sang.

Dès que la cavité du cœur est formée, on voit, ainsi que nous l'avons fait remarquer plus haut, plusieurs cellules isolées circuler dans le liquide qu'elle contient. Or, lorsqu'on examine attentivement ces cellules, on trouve qu'elles ne sont autre chose que des cellules de la paroi intérieure du cœur arrachées à cette dernière et mises en mouvement par les contractions de cet organe. L'on voit en même temps que les parois intérieures du cœur ne sont pas lisses, mais tuberculeuses, les différentes cellules dont elles se composent faisant plus ou moins saillie à sa surface. Dès lors rien n'est plus naturel que d'admettre que les cellules flottantes, après s'être détachées des parois du cœur, errent dans la cavité encore close. Bientôt cependant l'aorte se développe, et il est alors facile de voir par-ci par-là des cellules tantôt isolées, tantôt réunies par dizaines se détacher de la masse celluleuse du corps de Wolff, s'arrêter dans une anse ou bien s'y mouvoir en cadence jusqu'à ce qu'elles atteignent le courant qui les entraîne dans son cours. J'ai essayé de représenter dans la fig. 42 quelques-unes

de ces accumulations de cellules, et comme j'en avais également vu dans d'autres organes, par exemple dans le cerveau et sur le vitellus, je ne pouvais plus douter que, partout où il se forme des vaisseaux avant que les cellules ne soient agrégées d'une manière déterminée, une partie de ces cellules ne passât dans le sang et que par conséquent il n'existât pas de prime abord un foyer particulier pour la formation des cellules du sang. Un pareil foyer ne se forme, en effet, qu'après que les cellules des différens organes ont subi les modifications qui leur sont propres en s'agrégeant ou en se modifiant conformément aux organes auxquels elles sont destinées, en un mot, dès que les premiers linéamens de la circulation sont établis. Ce foyer particulier est la *couche hématogène* du vitellus.

On pourrait peut-être penser que cette couche hématogène est le résultat d'une transformation directe de la couche superficielle du vitellus en cellules du sang. Mais j'ai déjà eu l'occasion de faire observer à plusieurs reprises que le vitellus de la Palée ne contient jamais de cellules, mais seulement un liquide homogène, clair et visqueux. Même à l'époque où la formation du sang est entrée en activité et où l'on découvre immédiatement au dessous de la couche épidermoïdale du vitellus la couche destinée à former les cellules futures du sang, même alors on ne remarque pas la moindre trace de cellules dans le vitellus, de quelque manière qu'on examine son liquide.

La *couche hématogène* adhère assez fortement à la couche épidermoïdale, et se compose de grandes cellules transparentes très-serrées, qui renferment pour la plupart un noyau distinct. Les vaisseaux vitellaires circulent entre ces cellules qui forment souvent aux angles de ces derniers des amas assez considérables, surtout près de l'endroit où la veine vitellaire gagne le cœur. J'ai réussi une fois à poursuivre toutes les phases d'une pareille accumulation de cellules : le courant veineux répétait

les pulsations du cœur par suite du voisinage de ce dernier, et chaque mouvement de systole faisait refluer le sang en arrière, ensorte qu'il en résultait un mouvement très-distinct de va-et-vient. Je remarquai une accumulation de cellules à l'angle que forme la veine vitellaire pour regagner le cœur, tout près de l'ouverture de la veine. Cette accumulation présentait une forme triangulaire, et, à ma grande surprise, je vis la pointe du triangle suivre tous les mouvemens du sang. J'attribuai d'abord ce fait à une illusion d'optique ; mais plus je m'appliquais à examiner attentivement ce petit amas de cellules et mieux je discernais ses mouvemens. Tout-à-coup le sommet du triangle se détacha, et un groupe de dix à douze cellules fut entraîné dans le courant de la veine ; après quoi les cellules se désunirent et passèrent rapidement dans le cœur et dans la circulation. La veine qui s'était considérablement élargie à l'endroit de cette accumulation, se rétrécit peu à peu, à ce qu'il paraît, par l'effet de la contraction et reprit sa forme primitive. Cette observation que j'ai eu l'occasion de répéter plus tard dans les mêmes conditions, me paraît être tout-à-fait l'analogue de ce qui se passe dans le cœur et dans l'aorte.

Il résulte de ce fait que les cellules de la couche hématogène passent comme telles dans la circulation du sang. Cependant elles subissent évidemment des modifications notables peu de temps après ; il est même probable que leur enveloppe extérieure disparaît, et que le noyau ou la jeune cellule cachée dans la cellule mère, se transforme seule en cellule du sang. Ce qui me le fait supposer, c'est que j'ai toujours trouvé de rares cellules de la couche hématogène à côté des cellules sanguines ordinaires, qui se laissent facilement distinguer à leur petitesse et à l'absence du noyau, qui est remplacé par une substance alimentaire finement grenue. Or, comme il n'existe pas à ma connaissance de forme intermédiaire entre ces deux

sortes de cellules du sang embryonaire, je suis disposé à croire que les cellules hématogènes entrent entières dans la circulation, que leur enveloppe extérieure disparaît pendant leur course, et que la jeune cellule ou le noyau renfermé dans leur intérieur continue, après la disparition de l'enveloppe primitive, sa course comme véritable cellule sanguine. Les noyaux qui se voient plus tard dans les véritables cellules sanguines des embryons peu de temps avant l'éclosion, et qui seraient par conséquent des nucléolules de cellules hématogènes (dont les cellules sanguines étaient dans l'origine les noyaux), ne se montrent pas avant cette époque. Il en est de même de la forme aplatie : elle n'apparaît qu'avec la formation du noyau.

La formation des cellules du sang dépend beaucoup de circonstances extérieures ; en voici la preuve : j'avais placé une grande partie de mes embryons dans une cuvette à fond noir, afin de mieux distinguer ceux des œufs qui périraient. En général, ils se développèrent aussi bien que ceux qui étaient dans les cuvettes à fond blanc, seulement je remarquai que la circulation était retardée. On ne voyait que quelques cellules sanguines rares et presque isolées dans les vaisseaux, et même le dével'ppement des canaux du sang semblait être en retard, comparativement à celui des autres parties du corps, quoique la rareté des cellules sanguines empêchât presque de les voir pendant longtemps. Je ne pus deviner d'abord la cause de ce retard, enfin je la trouvai dans la couleur noire des cuvettes. Je m'empressai de replacer mes embryons dans une cuvette à fond blanc, et au bout de vingt-quatre heures tous les vaisseaux étaient remplis de cellules sanguines et la circulation paraissait admirablement développée. Or, s'il est démontré par là de la manière la plus évidente que la formation du sang dépend de circonstances extérieures, et principalement de la quantité de lumière que les embryons reçoivent, on peut, d'un autre

côté, en conclure que la vie cellulaire de l'embryon et le développement des organes dépendent fort peu de la circulation. Celle-ci n'acquiert son importance qu'après la transformation des cellules en d'autres élémens constitutifs, qui ne peuvent subsister sans une plus ou moins grande quantité de substance alimentaire fournie par le sang.

La question de la formation des *vaisseaux sanguins* et en particulier des vaisseaux capillaires a de nouveau été agitée dans ces derniers temps par M. Schwann (*). Cet observateur habile cherche à démontrer par plusieurs observations que les vaisseaux capillaires naissent de cellules qui se ramifient comme les cellules de piment noir, se combinent par leurs extrémités, communiquent entre elles en résorbant leurs parois qui se touchent, et forment ainsi un réseau continu de canaux. M. Reichert (**) au contraire, pense que les vaisseaux capillaires sont formés ainsi que les grands vaisseaux par la pression opérée par les pulsations du cœur contre les agglomérations des cellules embryonnaires.

Je commencerai par faire remarquer qu'en examinant le vitellus au moment où la formation du sang et des vaisseaux vitellaires était très-active (fig. 142), je vis souvent, entre les masses de cellules sanguines, des espaces irréguliers de toute forme répartis à la surface du globe vitellaire. Je m'assurai que ces espaces vides n'étaient pas entourés de parois particulières, et n'étaient par conséquent pas des cellules ramifiées; et comme ils n'étaient limités que par les cellules environnantes, je ne doutai pas qu'ils ne provinssent du simple écartement des cellules. De pareils espaces ramifiés, semblables à des appendices cécaux, existaient sur les côtés de beaucoup de

(*) Microscopische Untersuchungen, pag. 182

(**) Entwicklungsleben, pag. 139

vaisseaux vitellaires dans lesquels la circulation du sang était très-vive. Je vis rarement des cellules sanguines dans ces appendices; mais lorsqu'il y en avait quelques-unes, elles tournaient pour la plupart autour de leur axe; d'où je conclus que les espaces qui les contenaient communiquaient réellement avec les vaisseaux. Les vaisseaux vitellaires étaient au reste assez peu nombreux, et se réunissaient le plus souvent en larges mailles limitées pour la plupart d'une manière irrégulière et présentant alternativement des élargissemens et des rétrécissemens. A mesure que le développement de l'embryon s'avançait, les espaces ramifiés se transformaient insensiblement en un réseau capillaire à mailles fines, qui finissait par perdre ses contours irréguliers et par présenter l'aspect des réseaux capillaires ordinaires.

En comparant ces observations avec celles que nous venons de rapporter sur la formation des cellules du sang, il paraît naturel d'en conclure que tous les vaisseaux, depuis les vaisseaux capillaires jusqu'à l'aorte, résultent de ce que les cellules des organes s'écartent, là où les vaisseaux doivent se former, laissant ainsi entre eux des espaces vides qui, en communiquant entre eux et avec la circulation, deviennent autant de vaisseaux sanguins. Dans l'origine, les parois de ces vaisseaux sont formés tout simplement par les cellules adjacentes qui souvent se détachent, entrent dans le torrent de la circulation, et s'y changent en cellules sanguines, ainsi que nous l'avons fait remarquer plus haut; mais bientôt ces parois accidentelles subissent des métamorphoses importantes, en ce que les cellules se solidifient et forment des parois distinctes autour des vaisseaux. La formation des vaisseaux a par conséquent lieu de la même manière que celle du cœur, dont la cavité est également due à l'écartement spontané des cellules. L'insuffisance de l'explication de Reichert, qui prétend que la formation des

vaisseaux est due au choc des pulsations du cœur, ressort d'elle-même ; car s'il en était ainsi, pourquoi les vaisseaux se formeraient-ils toujours à la même place, et pourquoi ne décriraient-ils pas des lignes droites, au lieu de faire des contours si variés ? D'ailleurs ce n'est pas par des effets purement mécaniques que l'on peut espérer se rendre compte des procédés de la nature dans le développement embryonique ; de même que l'accumulation des cellules en un endroit donné et d'après des formes déterminées, pour former tel ou tel organe, ne dépend pas d'une force mécanique, de même ce ne peut être la force mécanique du cœur qui oblige les cellules de s'écarter à tel endroit de préférence à tel autre, pour former un vaisseau. Au reste, l'opinion de M. Reichert n'est que la répétition des idées de Döllinger sur la formation des vaisseaux capillaires et, pour le dire en passant, c'est précisément sur les embryons de poissons que Döllinger prétendait avoir remarqué que les vaisseaux capillaires n'avaient point de parois, et que c'étaient les globules sanguins qui, perçant en quelque sorte la matière animale, y pénétraient jusqu'à ce qu'ils rencontrassent un vaisseau avec lequel ils s'anastomosassent. C'est ainsi que, pour ce savant anatomiste, les vaisseaux embryonaires n'étaient que des vides dans la matière animale qui pouvaient à chaque instant changer, et qui effectivement lui semblaient s'ouvrir et se fermer, suivant que les globules sanguins avançaient ou s'arrêtaient dans leur cours.

Le peu de solidité des parois primitives des vaisseaux avait aussi été observé depuis longtemps par M. Döllinger ; mais à l'égard du forage des globules sanguins dans la substance embryonaire, cet anatomiste semble s'être laissé induire en erreur par quelques faits particuliers, analogues peut-être au fait suivant. En examinant attentivement la circulation du sang dans des embryons d'un certain âge, dont les parois des

vaisseaux étaient déjà bien accusés, j'ai vu parfois une cellule sanguine prendre subitement une direction exceptionnelle dans la substance cérébrale et passer dans une autre veine pour disparaître dans le courant. Je pouvais observer pendant longtemps l'endroit par lequel la cellule avait passé, sans qu'une autre cellule la suivît; mais lorsque cela avait lieu, les suivantes prenaient toujours exactement la même route. Il y avait là de quoi piquer ma curiosité, car je n'entrevoyais pas comment ces dernières cellules auraient suivi exactement la même voie, si celle-ci n'avait été tracée d'avance ou, en d'autres termes, si des parois particulières n'avaient préexisté. J'employai alors un grossissement plus fort, sous une lumière tempérée, et je vis distinctement la voie indiquée par deux lignes très-rapprochées et parallèles, qui entouraient un espace plus clair que les parties environnantes. Ces lignes étaient aussi délicates que bien accusées; et toutes les fois qu'une cellule sanguine s'insinuait entre leurs parois, on voyait d'une part la cellule, élastique comme elle l'était, s'allonger et devenir ovale; tandis que, de leur côté, les lignes s'écartaient légèrement pour se rapprocher de nouveau après le passage de la cellule. J'en conclus que tous les vaisseaux jusqu'aux plus petits devaient avoir des parois distinctes; ces parois étaient, il est vrai, parfois si rapprochées, que les cellules sanguines avaient de la peine à y pénétrer; mais les vaisseaux s'élargissaient petit à petit, à mesure qu'un plus grand nombre de cellules sanguines venait à y passer, et à la fin il se formait un courant constant. Il est probable que M. Döllinger a vu des faits semblables, et ne découvrant pas ces lignes extrêmement fines, qui bordent un vaisseau capillaire d'une pareille exiguïté, il aura cru que la cellule sanguine se frayait un chemin à travers la masse embryonaire.

Le mouvement oscillatoire du sang dans les vaisseaux nouvellement formés, mérite aussi quelque attention. J'avais un

jour observé et dessiné un embryon avec les quatre arcs vasculaires des branchies; quelques heures après avoir terminé mon dessin, je replaçai le même embryon sous le microscope, et je vis que le cinquième arc vasculaire était en voie de formation. Une série de cellules sanguines étaient placées les unes à côte des autres, comme une rangée de perles, et voguaient en cadence dans l'intérieur de l'arc, en suivant tous les mouvemens de systole et de diastole, sans passer dans l'aorte. Les quatre autres arcs branchiaux, en revanche, versaient du sang en abondance dans l'aorte, ce qui permettait de les distinguer au premier coup-d'œil de l'arc nouvellement formé. Mais quelques heures plus tard le mouvement du sang était aussi énergique dans ce dernier que dans les autres.

Le mouvement du sang dans les vaisseaux dépend uniquement du cœur; les pulsations de l'aorte et des artères sont énergiques, rapides et correspondent aux mouvemens de systole du cœur. Les veines, au contraire, ont un courant uniforme, qui n'est pas rendu intermittent par des pulsations. Mais aussi longtemps que le cœur n'est qu'imparfaitement développé, et même pendant toute la durée de la vie embryonique, on découvre dans les troncs veineux voisins du cœur un flux et un reflux continuel, résultant des contractions de ce dernier, par la raison que, les valvules de l'oreillette ne fermant pas parfaitement le passage à chaque systole de l'oreillette, le sang est refoulé en arrière dans les veines. Il n'y a pas jusqu'aux artères qui ne se ressentent de cette structure incomplète des valvules; leur sang ne circule pas seulement par ondes, mais plutôt en zig-zag, si je puis m'exprimer ainsi; car, à chaque mouvement de diastole du ventricule, le sang artériel est fortement ramené en arrière comme par une pompe aspirante; et souvent même on ne peut déterminer rigoureusement la direction artérielle qu'en comparant la durée

des pulsations, le reflux occasionné par la diastole du ventricule étant de beaucoup plus court que le mouvement progressif émanant de la systole.

Ces mouvemens particuliers et très-énergiques du sang constituent, avec la direction du courant, le principal critère qui sert à distinguer les veines des artères. Dans certaines circonstances, ces mouvemens sont même le seul guide que l'on puisse invoquer, entre autres lorsque les veines et les artères ont la même direction et sont très-rapprochées, tels que l'extrémité de la veine jugulaire et le commencement de l'aorte ; car il n'existe pas la moindre différence entre les artères et les veines, ni dans la teinte, ni dans la nature du sang et de ses cellules.

Les pulsations de l'aorte cessent dès que les franges se forment dans les branchies. On sait que dans les poissons adultes, il n'y a point de pulsation artérielle, mais que le sang coule d'une manière uniforme ; dans l'embryon au contraire, les pulsations diminuent insensiblement à mesure que la circulation capillaire des franges branchiales se développe, jusqu'à ce qu'elles fassent enfin place à un courant uniforme semblable à celui des veines.

3° DÉVELOPPEMENT DE LA CIRCULATION.

Le développement de la *circulation* est de toutes les parties de l'embryologie, celle que j'ai poursuivie avec le plus de sollicitude. Il faut convenir que si la grande transparence de l'embryon facilite d'une part l'étude des voies de la circulation et permet d'en reconnaître les fonctions, cette même transparence et le petit nombre de cellules sanguines charriées dans les vaisseaux sont un obstacle qui empêche souvent, surtout au commencement de la circulation, de reconnaître les courans, leur direction, leurs rapports avec les organes environnans, et surtout la direction et la position des divers vaisseaux, lorsqu'ils

sont superposés. Aussi me suis-je fait un devoir de n'indiquer des vaisseaux sanguins, dans mes dessins, que là où je m'étais assuré qu'il existait réellement un courant. Je n'ai nulle part suppléé les parties intermédiaires d'un vaisseau, et je me suis surtout gardé d'inscrire ceux que je n'avais observés qu'en passant ou d'une manière superficielle. D'ailleurs l'étude de la circulation nécessite des observations prolongées qui souvent sont très-fatigantes pour l'œil. J'ai plusieurs fois fait la remarque qu'après avoir observé pendant des heures entières, mon œil s'était tellement habitué au mouvement des cellules sanguines, que je croyais remarquer des courans de sang partout où je regardais. Cette illusion d'optique me rendit d'autant plus circonspect, et dès que je me sentais fatigué, je cessais l'observation, pour la reprendre lorsque mon œil était reposé. Je vérifiais alors tous les résultats de la première observation avant de les consigner; et comme c'était le même embryon qui servait presque à toutes mes observations sur la direction des vaisseaux sanguins, j'ai lieu de croire qu'aucune modification importante ne m'a échappé et que les résultats que j'ai obtenus reposent sur des faits bien établis.

C'est le vingt-septième jour après la fécondation, c'est-à-dire, dix-sept jours après la séparation complète de l'embryon et de la vessie vitellaire, et neuf jours après l'apparition du premier rudiment du cœur, que j'aperçus la première circulation complète. A cette époque, la cavité du cœur était formée depuis longtemps; j'y avais déjà souvent observé les mouvemens de va-et-vient des cellules sanguines, mais ces mouvemens étaient limités à la cavité intérieure du cœur; maintenant, je vis des cellules sortir de cette cavité et d'autres entrer par l'extrémité opposée, en formant un courant continu au travers du corps. Je découvris bientôt la connexion intime de la circulation entière, telle qu'elle est représentée dans les figures 11, 12

et 43 : un fort courant sort du bulbe aortique, monte en droite ligne et se divise, après sa sortie, en deux branches qui continuent leur direction ascensionnelle, et décrivent un demi-cercle de chaque côté de la corde dorsale; ce sont ces vaisseaux que nous nommons les *arcs aortiques*. L'opacité de la masse embryonaire, en cet endroit du corps, empêche de distinguer de profil la partie de l'arc aortique qui touche à la corde; mais je la découvris bientôt, en examinant l'embryon d'en haut et, comme la pointe du cœur était un peu tournée à gauche, quoique sa masse principale fût à droite, l'arc gauche se trouva être un peu plus long que le droit; sous d'autres rapports ils étaient parfaitement égaux (fig. 43.)

Arrivés au niveau de la colonne vertébrale, chacun des arcs aortiques se divise en deux bras principaux qui suivent des directions diamétralement opposées, l'un se dirigeant le long du tronc en arrière, l'autre le long de la tête en avant.

Nous allons commencer par étudier la branche céphalaire ou la *carotide primitive*. Elle est très-distincte sur le flanc de l'embryon (fig. 42); placée au niveau de la corde dorsale, elle se dirige en dehors vers l'œil, et plus elle s'en approche, et mieux elle s'aperçoit. Arrivée au bord postérieur de l'œil, elle se divise en deux branches : la supérieure, ou *l'artère cérébrale*, paraît se diriger en dedans et en haut vers la base du cerveau; mais elle échappe dans l'origine à l'observation directe, à cause du piment noir de l'œil qui est déjà très-développé à cette époque. Bientôt cependant, on la voit reparaître de nouveau dans le voisinage du sillon qui sépare le mésencéphale de l'épencéphale, et souvent aussi dans le sillon lui-même et sur la voûte du mésencéphale, entre celui-ci et le crâne (fig. 42, 46 et 49). Les branches des deux côtés se rencontrent sur la ligne médiane, et se transforment tôt après en veine; elles descendent chacune par le côté opposé, où elles regagnent les veines

jugulaires. Les veines sont toujours placées à l'extérieur des artères, mais le niveau où ces dernières se transforment en veines n'est pas constant. On ne peut rien voir de plus beau que ce mouvement continuel de courans qui montent, ont l'air de se rencontrer, s'entrecroisent, s'évitent et redescendent enfin sur le revers opposé après avoir parcouru leur cycle. La plume et le pinceau sont impuissans à reproduire un pareil spectacle. J'ai cependant essayé d'en indiquer les principaux linéamens dans la fig. 45, qui représente une époque un peu plus avancée du développement embryonique.

La seconde branche de la carotide primitive, *l'artère ophthalmique* qui est à peu près égale en grosseur à la branche cérébrale, échappe également à l'observation peu de temps après sa formation ; elle suit probablement la paroi postérieure de l'œil, pénètre avec le nerf optique dans le bulbe oculaire et après s'être dirigée horizontalement du fond de l'œil vers le cristallin, elle affleure au bord supérieur de ce dernier. Les cellules sanguines jaillissent ici comme une fontaine du fond de l'œil vers le cristallin, et lorsqu'on examine l'œil de profil (fig. 42), on en voit circuler en demi-cercle autour du bord postérieur, et, au moyen de la fente de l'œil, pénétrer en bas pour se répandre selon toute apparence dans la veine vitellaire antérieure, qui les ramène au cœur.

Les rapports des artères du corps sont encore plus simples que ceux des artères de la tête. Dès que les deux arcs aortiques ont fourni les carotides primitives, ils se recourbent en dedans et en arrière et, suivant de près le bord inférieur de la corde dorsale, ils se rapprochent de plus en plus de la ligne médiane et se réunissent près de la ceinture thoracique, pour ne former qu'un seul vaisseau, l'*aorte*, qui, appliqué contre la face inférieure de la corde dorsale, continue son chemin en arrière. C'est ainsi que les deux arcs de l'aorte forment un anneau réel

autour de l'intestin buccal ; car après s'être bifurqués près de la sortie du bulbe et après avoir entouré l'intestin buccal, ils se rejoignent insensiblement en arrière, au dessus de l'intestin et immédiatement au dessous de la corde dorsale (fig. 43).

Le sang continue maintenant sa route dans le courant simple de l'aorte, le long de la corde dorsale ; mais un phénomène particulier se produit derrière les nageoires pectorales : on aperçoit ici, dans le courant uniforme, un très-fort remous dont la signification ne m'est pas encore entièrement démontrée. Quelquefois il me semblait que l'aorte formait ici une anse dirigée en bas, telle que je l'ai représentée dans la fig. 42, dont les deux bras étaient si rapprochés que le courant descendant d'un côté, et le courant ascendant de l'autre, avaient l'air de former un tournant ; et c'est en effet l'explication la plus naturelle que l'on puisse donner du phénomène, d'après la formation ultérieure des artères vitellaires et du foie qui prennent ici leur origine. Cependant l'observation directe ne m'a pas encore fourni la démonstration complète de cette opinion.

Au delà de ce remous, le sang continue à cheminer d'une manière uniforme, jusque dans la région de l'anus, où l'aorte détache de chaque côté plusieurs courans, ordinairement deux ou trois principaux, qui, après avoir circonscrit l'intestin, passent sur le sac vitellaire. Un peu au delà de l'anus, l'aorte se recourbe en un arc simple, sans pénétrer dans la queue, et se transformant en veine, elle se divise en deux branches qui se dirigent chacune de son côté en avant, passent immédiatement au sac vitellaire (fig. 42), et s'y réunissent avec les rameaux antérieurs de l'aorte, ensorte que tout le sang se trouve ici réuni en deux veines considérables, *les veines vitellaires postérieures*, qui se dirigent en avant par dessus le sac vitellaire, vers le cœur (fig. 41).

La position et les rapports de ces veines vitellaires postérieures méritent surtout d'être pris en considération, attendu qu'elles ne durent que peu de temps et subissent bientôt des modifications considérables. Elles naissent, ainsi que nous l'avons indiqué ci-dessus, de l'anse postérieure de l'aorte et correspondent aux branches que celle-ci détache au nombre de trois à cinq, depuis le milieu du corps jusque près de l'anus, et qui viennent aboutir directement dans les veines. Toutefois, il est à remarquer que les branches de la veine gauche ne sont ni aussi larges, ni aussi nombreuses que celles de la veine droite; ensorte que le courant est bien plus considérable de ce côté. Dès que les veines se sont constituées comme telles, et avant qu'elles n'aient reçu les branches antérieures, elles prennent une direction divergente en dehors et passent au vitellus et particulièrement à la couche hématogène de celui-ci. L'éloignement des deux veines qui courent symétriquement, arrive à son maximum dans la région du foie, où elles se replient brusquement vers l'axe du corps et se réunissent à la base du cœur, au dessous des ductus Cuvieri, avec les courans veineux antérieurs du vitellus et avec la veine jugulaire; ensorte qu'à cette époque, tout le sang fourni par l'aorte au corps, est ramené au cœur par deux veines latérales, les veines vitellaires postérieures. Il n'y a point de courant veineux dans la partie postérieure du corps et par conséquent point de *veine cave* ou *veines cardinales*. Il en est autrement de la tête. Ainsi que nous l'avons vu en poursuivant les ramifications des carotides dans le cerveau et dans l'œil, chacune de ces branches a sa veine correspondante.

On doit envisager comme un courant veineux le courant du cerveau dès qu'il a atteint l'extrémité de l'arc et qu'il rebrousse chemin de l'autre côté. En dehors de l'artère, chaque arc suit sa direction primitive jusqu'au bord supérieur de l'œil

et se cache même quelque peu derrière celui-ci, ensorte que l'on ne peut voir son passage direct à la veine jugulaire.

La *veine jugulaire*, située au niveau du bord supérieur de la corde dorsale, par conséquent plus haut que la carotide qui est parallèle à son bord inférieur, s'échappe de derrière l'œil en passant sous l'oreille pour se diriger en arrière vers la nageoire pectorale. Arrivée au devant de cette dernière, elle se courbe à angle droit en bas et passe au *ductus Cuvieri*; le sang, après avoir traversé ce dernier, se réunit à la base du cœur avec celui des veines vitellaires antérieures et postérieures, pour pénétrer ensemble dans l'oreillette.

Le courant de l'œil revient au cœur par un tout autre chemin. Après avoir circonscrit le bord du cristallin on le voit distinctement descendre vers le vitellus par la fente de la choroïde; mais son passage au vitellus est masqué en partie par l'œil lui-même (lorsqu'on examine l'embryon d'en haut fig. 41), en partie par l'impression du vitellus et sa saillie latérale (de profil fig. 42). Cependant on voit la veine *vitellaire antérieure* arriver assez près de l'œil pour oser se croire en droit de suppléer le petit espace qui manque; ensorte que l'on peut en conclure que la veine ophthalmique traverse la fente de l'œil pour gagner le vitellus et que c'est par dessus ce dernier qu'elle arrive au cœur, sous la forme de veine vitellaire antérieure. Cette veine vitellaire antérieure forme un arc semblable à celui de la veine vitellaire postérieure, mais sensiblement plus petit (fig. 43). Avant d'atteindre l'oreillette, les deux veines vitellaires se confondent avec la veine jugulaire, à la base des ductus Cuvieri.

En résumé, voici quelle est la première circulation dans la Palée : un courant simple sortant du bulbe de l'aorte se divise en deux arcs aortiques qui embrassent le pharynx; ces arcs fournissent, en avant, les carotides, puis se réunissent en un seul tronc au dessus de l'intestin, et au dessous de la co-

lonne vertébrale. Près de l'anus l'aorte se replie sur elle-même et, se divisant en deux veines latérales, elle retourne au cœur par les veines vitellaires postérieures. Les carotides se divisent en deux courans, le courant cérébral, et le courant oculaire, dont le premier regagne le cœur par la veine jugulaire, et le second par la veine vitellaire antérieure. Cette dernière, de concert avec la veine vitellaire postérieure et la veine jugulaire, reprend une nouvelle impulsion dans le cœur et en parcourt les différentes cavités pour recommencer de nouveau son cours, en sortant par l'aorte.

Bientôt cependant la symétrie si frappante qui se trahit dans la première circulation, commence à s'effacer. Je remarquai dès le second jour de la circulation les changemens suivans (fig. 43 et 45) : la circulation des yeux qui, d'abord, était indépendante de la circulation du cerveau, perdit son indépendance et se combina avec cette dernière. Les deux veines vitellaires antérieures, qui conduisaient le sang de l'œil à travers la fente choroïdale, s'oblitérèrent ; la *veine ophthalmique*, au lieu de se diriger en bas, à partir du cristallin, se dirigea en haut et en dehors, passa par dessus la couche de piment, se recourba en dedans, près du bord supérieur de cette dernière, et, se combinant ici avec la veine cérébrale, vint former avec elle la veine jugulaire. Il est difficile d'observer cette circulation de profil, par la raison que le piment noir empêche de reconnaître les courans ; mais en examinant l'embryon en face, on distingue fort bien le courant qui, de l'œil, monte obliquement en dehors et se recourbe ensuite en dedans (fig. 42). Ce sont jusqu'ici les seules modifications qui aient été observées à cette époque. Quelquefois, il est vrai, je crus voir quelques cellules sanguines se diriger transversalement de la carotide gauche vers la carotide droite, en passant sous la base du crâne, ainsi que cela est indiqué dans notre fig. 42 ; et si je n'ai pas été à même

de vérifier ce fait avec toute la précision désirable, il m'a confirmé dans l'opinion que les vaisseaux sanguins du corps, loin d'apparaître spontanément, se développent au contraire insensiblement, d'abord sous la forme de canaux très-fins, à travers lesquels passe de temps en temps un corpuscule de sang, mais qui s'élargissent insensiblement jusqu'à permettre le passage d'un courant très-abondant et continu ; car si le courant transversal dont je viens de parler, pouvait paraître problématique au premier abord, il était déjà le second jour si distinct, qu'on le remarquait bien mieux que la carotide.

Si la circulation du vitellus s'oblitère en avant, il n'en est pas de même en arrière ; ici le côté droit du corps l'emporte sur le côté gauche en ce sens que la veine vitellaire postérieure gauche disparaît, quoique le nombre de ramifications artérielles que l'aorte envoie au vitellus avant de gagner l'anus, soit à peu près égal des deux côtés ; mais celles du côté gauche se réunissent après un court trajet sur le vitellus en plusieurs courans qui, en passant sous le corps, se jettent à droite, à peu près au milieu de l'espace entre le foie et l'anus et se réunissent à la veine vitellaire droite (fig. 43). Celle-ci a cependant changé elle-même de position ; elle s'est rapprochée du bord de l'intestin et ne s'éloigne de ce dernier qu'à l'endroit où les courans veineux de gauche viennent se joindre à elle, décrivant ainsi, pour regagner la base du cœur, un arc à droite par dessus le vitellus (fig. 48). Les anses postérieures, dans lesquelles se perdait l'aorte, sont devenues plus nombreuses, ainsi que les artères vitellaires ; elles envahissent la partie postérieure de l'intestin et se déversent dans la veine vitellaire droite qui longe la tranche inférieure de l'intestin.

J'ai observé, à cette époque, une singulière anomalie dans les courans veineux de la partie postérieure du corps de l'un de mes embryons, anomalie qui n'a été que de courte durée et dont

j'ai essayé de donner une idée dans les fig. 43 et 44 : au lieu d'une seule veine vitellaire droite, réunissant tout le sang de la partie postérieure du corps et des deux côtés du vitellus, comme c'est normalement le cas de la plupart des embryons, il y avait deux courans veineux : le supérieur recevait le sang du tronc par l'extrémité de l'aorte et se dirigeait en avant le long du bord supérieur de l'intestin au dessous de l'aorte ; il s'arquait un peu à droite et aboutissait avec la veine jugulaire dans le ductus Cuvieri droit (fig. 44), formant ainsi une véritable veine cardinale le long de la corde dorsale ; le second, qui était beaucoup plus considérable, recevait le sang de tous les vaisseaux vitellaires, de ceux de droite comme de ceux de gauche, et venait aboutir à l'oreillette (fig. 43 et 44), en décrivant, à droite, le même arc que la veine vitellaire décrit à l'état normal. La circulation de l'embryon et celle du vitellus s'étaient par conséquent scindées autant que possible dans la partie postérieure du corps. J'aurais désiré pouvoir poursuivre plus loin cette singulière anomalie, mais j'en fus empêché par la mort de l'embryon, qui survint le lendemain, et les autres individus ne m'ont jamais présenté rien de pareil ; aussi faut-il convenir qu'une pareille disposition est tout-à-fait opposée au plan général, d'après lequel les transformations de la circulation ont lieu dans la Palée.

Une période importante du développement est comprise entre les fig. 45–56 ; c'est alors que la circulation commence à se montrer dans les *arcs branchiaux* et qu'une *veine porte* apparaît après la formation préalable et successive du foie et des arcs branchiaux.

Quant à la *circulation céphalaire*, il est à remarquer qu'à cette époque, le côté droit de ce système acquiert une prépondérance marquée sur le côté gauche, à tel point que les artères présentent une asymétrie frappante, si on les compare entre

elles. L'arc aortique de droite et la carotide qui s'en échappe charrient une quantité beaucoup plus considérable de cellules sanguines que les vaisseaux correspondans du côté gauche ; le courant y est aussi beaucoup plus distinct et moins intermittent. Les modifications qui peuvent survenir à cette époque dans la circulation de l'œil ne sont plus observables à cause du piment noir qui est trop abondant.

La *circulation du cerveau* subit, en revanche, les modifications suivantes : l'anastomose transversale des deux carotides, d'abord à peine sensible (fig. 45), est maintenant complètement formée, et l'on voit distinctement le sang se verser de la carotide droite dans la carotide gauche (fig. 47). Cette anastomose est située à peu près au même niveau que l'axe horizontal des yeux et même visible d'en haut ; ce qui me fait croire qu'elle est plutôt située au *dessus* qu'au *dessous* de la base du crâne, c'est-à-dire entre cette dernière et la face inférieure du cerveau, au bord postérieur de l'hypophyse. L'arc cérébral du côté droit remonte à la face intérieure de la voûte crânienne et se divise, avant d'en avoir atteint le sommet, en deux branches, dont l'une, la plus courte, se tourne en dehors où elle se transforme en veine cérébrale droite (fig. 47) et vient se verser dans la veine jugulaire, tout en cheminant très-près de l'artère ; tandis que l'autre poursuit sa route jusqu'au sommet du crâne, où, se courbant à gauche, elle forme la veine cérébrale gauche, qui aboutit dans la veine jugulaire gauche. L'artère cérébrale gauche, formée de la branche anastomosée ci-dessus mentionnée et de la carotide gauche, aboutit, de son côté, à la veine cérébrale gauche (fig. 47), à l'endroit correspondant à celui où l'artère cérébrale droite se change en veine cérébrale droite. Au lieu de deux arcs opposés, comme le représente la fig. 45, il n'en existe donc plus maintenant qu'un seul, l'artère cérébrale droite, recevant dans son courant l'artère gauche,

qui est beaucoup plus faible. Vers la fin de cette période, le courant artériel gauche de la tête, et en particulier la carotide gauche, diminuent tellement, qu'on a de la peine à les distinguer d'en haut (fig. 55). Il faut en quelque sorte inférer leur présence de leur origine ; car le développement considérable de la masse cérébrale recouvre presque en entier leur trajet ultérieur, tandis que l'arc formé uniquement par l'artère cérébrale droite, continue d'être très-distinct sur la commissure du cervelet (fig. 55).

Le côté gauche de la tête est en quelque sorte dédommagé de cette infériorité artérielle par un système veineux plus développé ; car si les artères sont plus considérables du côté droit, il est bien évident aussi que le sang de l'artère cérébrale droite passe en grande partie dans les veines du côté gauche, soit par la branche transversale anastomotique, soit par l'arc cérébral lui-même, et qu'il n'y a qu'une partie proportionnellement très-faible du sang qui soit ramenée au cœur par la veine cérébrale droite. La veine cérébrale gauche, et particulièrement la veine jugulaire gauche ont par cela même un diamètre beaucoup plus considérable que celles du côté droit ; la jugulaire gauche se divise même en deux bras (fig. 155 et 51), dont l'un, se détachant du tronc principal, dans le voisinage de l'oreille, dévie en dedans et en haut et se réunit de nouveau à l'autre branche un peu avant l'extrémité supérieure du ductus Cuvieri (fig. 51). Plus tard, cette branche devient tout-à-fait indépendante de la jugulaire gauche, étant, à ce qu'il paraît, principalement alimentée par l'arc cérébral. Je dois dire cependant que je n'ai pu la poursuivre que jusque dans la région du cervelet, où elle disparaît complètement sous ce dernier (fig. 55). Le côté droit ne montre rien de semblable dans cette période de la vie embryonique, et la jugulaire reste constamment simple de ce côté.

L'asymétrie que l'on remarque dans les vaisseaux de la tête s'explique en quelque sorte par la *circulation du corps*. Dans l'origine, les deux arcs aortiques naissant du bulbe de l'aorte étaient à peu près égaux ; maintenant l'arc droit commence à l'emporter de plus en plus en dimension sur le gauche. Il en résulte pour la circulation une différence telle, que je remarquai souvent, dans la partie gauche de l'aorte, la naissance de la carotide et la réunion des deux arcs aortiques en une aorte simple, un mouvement particulier du sang qui, au lieu de se diriger de l'arc vers le point de réunion, s'en allait au contraire de l'aorte vers l'arc et vers la carotide, ainsi que je l'ai indiqué par une flèche dans la fig. 55. Souvent aussi l'arc gauche était si faible qu'il était fort difficile de reconnaître sa présence par l'observation (fig. 51).

Il se forme peu de temps après, à l'endroit du remous de l'aorte que nous avons mentionné ci-dessus, tantôt une, tantôt plusieurs artères qui, naissant de l'aorte, se dirigent obliquement en bas et en arrière et atteignent le vitellus à l'endroit où l'enveloppe épidermoïdale de celui-ci passe à la nageoire embryonaire du ventre. D'abord entières (fig. 46), ces artères se ramifient bientôt et forment sur le vitellus un réseau d'un très-beau dessin qui est surtout marqué à l'endroit de l'ancien remous, au-dessous et sur les côtés de l'embryon. Les ramifications de ce réseau se réunissent ensuite de nouveau et passent à la veine vitellaire postérieure droite. Le nombre et la disposition particulière de ces vaisseaux vitellaires sont soumis à de fréquentes variations : plus l'embryon se détache du vitellus et plus le réseau artériel progresse vers la tête ; en même temps, les artères vitellaires dont ce réseau procède descendent verticalement et gagnent enfin le foie qui n'est encore que rudimentaire et dans lequel le réseau est destiné à se fixer définitivement. C'est ainsi que l'on voit dès la fin de cette période

la veine vitellaire postérieure droite, qui maintenant est devenue veine intestinale inférieure, tout en descendant le long du bord inférieur de l'intestin, commencer à se ramifier dans le voisinage du foie ; et sa partie antérieure, située entre le foie et l'oreillette, au lieu d'être, comme auparavant, en communication directe avec sa partie postérieure, communique maintenant, par l'intermédiaire d'un réseau capillaire, formé par le concours des arteres vitellaires et des ramifications de la veine intestinale inférieure (fig. 48, 56). C'est ce réseau intermédiaire qui, en se logeant dans le foie, va y former les vaisseaux capillaires, situés entre la veine porte, qui conduit le sang des intestins dans le foie, et la veine cave, qui le ramene au cœur. Ce mode de développement nous fournit la preuve la plus manifeste que M. Carus s'est laissé induire en erreur, lorsqu'il prétend, d'apres ses observations sur la Perche (*Perca fluviatilis*) (*), que le foie se dépose dans les mailles de ce réseau, et que c'est ce réseau qui sécrete en quelque sorte la substance du foie, laquelle se déposerait successivement autour des canaux du sang. Il suffit de jeter un coup d'œil sur nos fig. 46, 49 et 56, pour se convaincre que le foie existe comme organe indépendant bien avant que l'on y aperçoive la moindre trace de circulation, et que le réseau vasculaire du vitellus ne s'y loge que longtemps après sa formation.

Pendant que ces modifications ont lieu, les anses postérieures de l'aorte, au moyen desquelles celle-ci passe au courant veineux, deviennent toujours plus nombreuses et plus fines. L'aorte continue a se developper en arriere, au dela de l'anus jusque dans la queue ; mais les veines qui ramenent le sang de cette région, aboutissent encore toutes dans la veine intestinale inférieure (veine vitellaire postérieure droite). Les veines cardi-

(*) Erlauterungstafeln zur vergleichenden Anatomie, 3me cahier

nales, qui, dans le poisson adulte, ramènent le sang du corps dans le cœur, n'apparaissent que lorsque la circulation branchiale est complète.

Les fentes et les arcs branchiaux ont en quelque sorte été préparés d'avance dans l'embryon pendant la période que nous venons de décrire. Il s'est formé au milieu de l'espace assez considérable entre l'œil et l'oreille un étranglement que nous avons décrit au chap. VII comme le rudiment de l'appareil operculaire; et tandis qu'au commencement, les deux arcs aortiques du bulbe montaient à peu près verticalement en embrassant l'intestin buccal pour se courber en arrière et se rencontrer dans la région des nageoires pectorales, nous voyons maintenant les deux artères branchiales courir d'abord horizontalement en avant, puis se courber brusquement en haut et en arrière en formant deux arcs, du sommet desquels partent les carotides, pour se rencontrer enfin dans le voisinage de la nageoire pectorale (fig. 52 et 56). En même temps, la position du cœur relativement à l'embryon s'est considérablement modifiée, ainsi que nous l'avons fait observer plus haut, et le bulbe aortique en particulier a pris une position plus inclinée relativement à l'axe de l'embryon.

Toutes ces particularités favorisent la formation des *arcs branchiaux*. L'on voit peu à peu se former dans l'espace situé derrière l'appareil operculaire des fentes qui divisent cet espace en plusieurs arcs concentriques, qui sont les arcs branchiaux. On voit en même temps se développer, sur ces derniers, autant d'arcs vasculaires, qui confluent dans l'aorte sous la corde dorsale en embrassant l'intestin obliquement d'avant en arrière. Ces arcs vasculaires se forment absolument de la même manière que les autres vaisseaux. Ce sont d'abord des canaux très-étroits, qui donnent passage à une cellule sanguine, et qui, à mesure qu'ils s'élargissent, en laissent

passer un plus grand nombre qui oscillent dans leur intérieur jusqu'à ce qu'un courant continu s'établisse. Ces canaux se forment dans l'ordre de leur succession, tels qu'ils se suivent d'avant en arrière. J'ai suivi le développement de tous les arcs depuis le moment où le premier commença à paraître, et, dans l'espace de deux jours, j'ai pu passer successivement en revue les cinq arcs, depuis le premier jusqu'au cinquième, et j'ai en outre pu étudier tous les arcs postérieurs dans leur état rudimentaire.

Il m'importait surtout de poursuivre les métamorphoses de ces arcs branchiaux; dans ce but je cherchai à me rendre compte de la disparition des arcs formés antérieurement et de la formation des nouveaux; mais je rencontrai ici des difficultés inattendues: les taches épaisses de piment brun, dont nous avons parlé au chap. VIII, avaient commencé à se déposer depuis quelque temps dans le rudiment de l'opercule, et bientôt ces cellules colorées prirent un tel développement, que ce ne fut qu'avec la plus grande difficulté que je pus observer l'arc vasculaire caché derrière. A la fin, l'appareil operculaire, s'étendant toujours plus en arrière, finit par envahir insensiblement les arcs branchiaux, et le premier véritable arc branchial en particulier se trouva tellement recouvert qu'il eût été facile de le confondre avec les arcs de l'appareil hyoïde. D'un autre côté, les arcs vasculaires des deux côtés, à raison de la faible épaisseur du poisson, étaient très-rapprochés, et il aurait fort bien pu arriver que, dans l'énumération des arcs d'un côté, l'on en eût compris un ou plusieurs du côté opposé, surtout en tenant le poisson de profil. Je me suis appliqué à éviter, autant qu'il a été en mon pouvoir, toutes ces causes d'erreurs, et si, malgré cela, il s'est glissé des inexactitudes dans mon travail, j'ose au moins espérer qu'elles ne porteront pas sur les points capitaux. Je crois en conséquence que les résultats suivans

peuvent être envisagés comme fondés. Il y a au commencement cinq arcs branchiaux ; le premier, qui est le plus fort, existe seul, pendant longtemps, comme arc aortique. Il est situé derrière le rudiment operculaire et longe l'os hyoïde latéral ; c'est pourquoi nous le désignerons dorénavant sous le nom d'*arc hyoïde*, tandis que nous l'avons nommé arc aortique, aussi long-temps qu'il alimentait seul l'aorte. C'est ce même arc qui détache la carotide avant sa réunion avec l'aorte ; mais il commence à se rétrécir, à mesure que l'appareil operculaire s'étend, et perd enfin sa qualité de vaisseau branchial respiratoire. L'artère hyoïde du poisson adulte qui longe l'os hyoïde, est le reste de cet arc branchial embryonique et les ramifications remarquables de cette artère dans la fausse branchie résultent de son ancienne destination embryonaire. Dans le poisson près d'éclore, c'est le second arc vasculaire embryonaire (le premier arc branchial du poisson adulte) qui fournit la carotide ; les second, troisième, quatrième et cinquième arcs persistent toujours ; ils forment les quatre troncs des vaisseaux branchiaux qui alimentent aussi dans le poisson adulte les quatre arcs de l'appareil branchial. Dès que l'arc hyoïde a disparu, il se forme, peu de temps avant l'éclosion, un sixième arc qui persiste après l'éclosion aussi longtemps que le vitellus n'est pas complètement résorbé ; il est garni de franges comme les quatre vrais arcs branchiaux, ensorte qu'il est une véritable branchie pour l'embryon âgé de quelques semaines. Cet arc longe les os pharyngiens qui, dans le poisson adulte, ont tout-à-fait perdu leur nature d'arcs branchiaux. L'embryon a par conséquent toujours le même nombre de *cinq* arcs branchiaux ; car dès que le premier, l'*arc hyoïde*, a disparu, il est remplacé en arrière par un autre, l'*arc pharyngien*, qui se perd à son tour dans le poisson adulte.

Le nombre des arcs vasculaires est donc en général de cinq ;

je n'en ai jamais remarqué plus, et rarement moins. Cependant, afin de ne point figurer des vaisseaux que je n'avais pas vus de mes yeux, je n'ai représenté dans les fig. 61, 69 et 71 que quatre arcs branchiaux, bien que la fig. 72 m'eût fourni la preuve qu'à cette époque les cinq arcs primitifs existaient encore : seulement l'arc hyoïde était à peine visible à cause de l'opacité croissante de l'appareil operculaire.

La fig. 77 représente un moment unique dans le développement du système branchial : l'arc hyoïde a disparu, mais l'arc pharyngien n'est pas encore complètement formé, de sorte qu'il y a là un arrangement tout-à-fait semblable à celui du poisson adulte. Le poisson éclos a de nouveau cinq arcs branchiaux ; seulement le dernier, l'arc pharyngien, est plus faible que les autres (fig. 86). Dans la fig. 91, cet arc a atteint tout son développement et présente absolument les mêmes conditions que les vrais arcs branchiaux.

M. de Baer (*) a observé jusqu'à sept arcs vasculaires dans la Brême (*Abramis Blicca*). Le premier reposait sur le premier arc branchial ou l'os hyoïde ; c'était par conséquent évidemment le même que notre premier arc branchial ; les quatre suivans reposaient sur les branchies suivantes ; le sixième sur l'arc pharyngien, et le septième enfin passait derrière l'arc pharyngien par dessus l'extrémité du pharynx. Ces six premiers arcs ont, comme on le voit, absolument la même position que ceux de la Palée, avec cette seule différence, que, dans la Brême, il existe simultanément deux faux arcs, l'arc hyoïde et l'arc pharyngien, tandis que dans la Palée il n'y en a jamais qu'un à la fois. Je n'ai jamais observé dans la Palée un arc analogue au septième arc, décrit par M. de Baer, ensorte que la Brême semble ici faire une exception à la règle générale, à moins

(*) Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Fische, p. 27.

que l'observation de M. de Baer ne soit pas rigoureuse ; ce que l'on ne peut guère supposer de la part d'un observateur aussi distingué.

On sait que, dans le poisson adulte, la respiration s'opère au moyen des réseaux vasculaires, répartis en si grande quantité sur les franges branchiales, et que c'est après avoir passé par ce réseau respiratoire que le sang oxigéné est conduit à l'aorte par le moyen des veines branchiales. L'embryon, aussi longtemps qu'il est renfermé dans l'œuf, n'est pas doué d'un réseau respiratoire pareil : les arcs vasculaires des branchies naissent simplement de l'artère branchiale, qui est la continuation du bulbe de l'aorte et se réunissent de nouveau au dessus du pharynx, sans se ramifier sur des franges branchiales ; mais dès que l'embryon a brisé son enveloppe et qu'il nage librement dans l'eau, on voit des saillies verruqueuses se former sur les arcs branchiaux et s'étendre de plus en plus, ensorte que ceux-ci finissent par avoir la forme d'une scie fortement dentelée en arrière (fig. 88 et 89). Ce sont ces saillies tuberculeuses qui forment les rudimens des franges branchiales. Cependant chacun des arcs branchiaux n'a encore qu'une seule rangée de franges tuberculeuses ; celles-ci sont d'abord dépourvues de sang, et ce n'est que peu à peu que l'on voit de petites anses partir de l'arc branchial et pénétrer dans leur masse. Je ne prétends pas dire par là que l'arc vasculaire s'infléchisse en autant d'anses particulières ; je me suis au contraire convaincu de la manière la plus évidente que chaque anse n'est qu'une fine branche de l'arc branchial, qui pénètre dans les franges, s'y recourbe et regagne de nouveau le tronc principal. Si donc ces anses doivent être envisagées comme l'origine du réseau branchial, il y a cependant une différence à faire : le sang qui y pénètre pour entrer en contact avec l'eau, ne passe pas de là dans un autre tronc, comme cela a lieu dans le poisson

adulte, où il se rend des artères branchiales dans les veines branchiales; mais il revient au contraire au même tronc; d'où il résulte qu'une partie du sang ne passe pas par les anses, mais se rend directement du cœur dans l'aorte. Dans le poisson adulte, au contraire, la masse totale du sang est obligée de traverser les réseaux intermédiaires capillaires des franges branchiales, pour aller du cœur dans l'aorte. Il existe, par conséquent, dans l'embryon du poisson un arrangement analogue à celui qu'on a signalé dans les embryons des animaux supérieurs, où le sang venant du cœur est aussi en partie détourné des organes de la respiration par des voies de communication qui se referment plus tard.

Mes poissons n'ont pas vécu assez longtemps pour que j'aie pu observer de quelle manière les anses simples des franges branchiales se transforment en réseau capillaire respiratoire, tel qu'il existe dans le poisson adulte, ni comment le tronc vasculaire veineux des arcs branchiaux se détache du tronc artériel. Il est probable cependant que cette séparation s'opère par une division longitudinale du tronc artériel.

L'étude des phases ultérieures de la circulation dans la tête présente des difficultés particulières; la superposition des différentes parties du cerveau et des organes des sens, et l'opacité toujours croissante de la tête, sont autant d'obstacles qu'il faut surmonter, si l'on veut arriver à l'intelligence parfaite de tous les détails. Nous avons poursuivi, dans les pages précédentes, les vaisseaux de la tête jusqu'au moment où, leur asymétrie ayant atteint son plus haut degré, la carotide de droite amenait le sang de l'arc aortique droit dans le cerveau et formait à elle seule l'arc cérébral, ensorte que le courant artériel dépendait essentiellement de son impulsion, tandis que la carotide gauche ne paraissait avoir de l'importance que pour les yeux. En compensation de cette prépondérance du courant ar-

tériel du côté droit, le courant veineux était beaucoup plus développé du côté gauche, et la jugulaire gauche en particulier l'emportait de beaucoup en grandeur et en ramifications sur celle du côté opposé. Le temps considérable que les branchies mettent à se développer, tandis que l'embryon se prépare à éclore, est en partie employé à ramener la circulation de la tête à une symétrie rigoureuse, telle qu'elle existe dans le poisson adulte, et à pourvoir toutes les parties de la tête de vaisseaux particuliers, tandis que jusqu'ici il n'avait existé que quelques courans principaux.

La *carotide* droite conserve bien encore quelque temps sa prépondérance et, tout en formant à elle seule l'arc cérébral près du cervelet, elle détache une branche qui court en avant le long de la base du crâne, puis se recourbe en arrière sur la limite entre le prosencéphale et le mésencéphale et remonte en haut le long de la voûte du mésencéphale (fig. 71, 72, 77). Dans l'origine, cette branche n'est qu'une anse qui, arrivée à peu près au milieu du mésencéphale, se recourbe pour entrer dans la jugulaire droite (fig. 63 et 64); mais plus tard elle s'étend en arrière pour se verser dans l'arc cérébral sur le cervelet même (fig. 77). Pendant ce temps, la carotide gauche redevient insensiblement conforme à la carotide droite; l'on voit le sang remonter dans le bras qui correspond à l'arc cérébral et passer dans les nombreux vaisseaux capillaires intermédiaires qui conduisent le sang de l'arc cérébral artériel dans l'arc veineux (fig. 65); et bien que l'anastomose existe encore entre les deux carotides, le moment arrive cependant bientôt où les vaisseaux alimentés par la carotide gauche ne le cèdent plus à ceux de droite.

A cette même époque, la carotide fournit de nombreuses anses à l'oreille et au tissu reposant sur la base du crâne; elle détache également des branches antérieures pour le nez, et tout

ce sang est ramené par des veines adjacentes dans la jugulaire, dont le courant le long de la tête correspond absolument à la carotide et à ses ramifications (fig. 69, 71, 72, 77, 82). Cependant, d'après une loi assez générale de la position des vaisseaux sanguins, les artères sont situées en dedans et les veines en dehors (fig. 82).

Dans l'embryon entièrement développé nous trouvons enfin la disposition suivante dans la circulation de la tête : disposition qui correspond exactement à ce que l'on observe dans le poisson adulte (fig. 91). Les carotides se dirigent horizontalement en avant, le long du bord inférieur de la corde dorsale, se réunissent près de l'extrémité antérieure de la corde, sur le bord postérieur de l'hypophyse, au moyen d'une anastomose, de laquelle part un arc, l'*arc cérébral primitif*, qui remonte le long du sillon entre l'épencéphale et le mésencéphale, tandis qu'une seconde branche forme la continuation du tronc primitif en avant, monte le long de la voûte mésencéphalique et fournit des rameaux à l'extrémité buccale. Une troisième branche, enfin, se recourbe en arrière pour alimenter l'oreille. Avant que les carotides ne se fussent recourbées vers le cerveau, dans le trou de l'hypophyse, le courant oculaire se dirigeait horizontalement sur ce dernier.

La *jugulaire*, maintenant plus rapprochée de la carotide, puisqu'elle court avec elle le long du bord inférieur de la corde dorsale, reçoit le sang de la tête par des branches concordantes et parallèles aux artères et le conduit jusqu'à la ceinture thoracique, où, se repliant à angle aigu, elle débouche dans le ductus Cuvieri. Il n'y a maintenant plus que la veine venant de l'arc cérébral embryonaire qui se verse dans le ductus Cuvieri sans avoir passé par la jugulaire ; cette veine assez extérieure se dirige obliquement du cervelet en arrière (fig. 91 et 77).

En décrivant la *veine vitellaire postérieure* qui se transforme en veine porte, nous avons déjà mentionné les veines cardinales, en faisant remarquer qu'elles ne se développent qu'avec la circulation branchiale. Il n'existe en effet, avant l'apparition des arcs vasculaires des branchies, aucune trace d'un courant veineux dans la queue de l'embryon : on ne remarque, si je puis m'exprimer ainsi, qu'une tendance à une pareille circulation caudale, dans la position de la dernière anse de l'aorte un peu en arrière de l'anus. Mais en même temps que paraissent les arcs branchiaux, on voit aussi l'aorte se prolonger jusqu'au bout de la queue, accompagnée d'une veine en dessous. Cette formation s'accomplit en un jour (fig. 56 et 57). Il est évident que l'apparition d'une voie de sang sous la partie caudale de la colonne vertébrale n'est pas le résultat d'une attraction, qui aurait détourné de sa route un courant voisin du vitellus ou de la nageoire. Il n'existe pas dans l'embryon de pareils courans capables d'être attirés. Le vitellus n'a d'ailleurs point de vaisseaux sanguins dans le voisinage de l'anus, et l'opinion de plusieurs auteurs qui regardent la veine caudale comme formée par l'attraction d'une veine vitellaire contre la corde dorsale, doit par conséquent être rejetée. La veine caudale est une nouvelle voie qui apparaît spontanément sans avoir existé préalablement ailleurs sous une autre forme. On ne voit d'abord que très-peu d'anses terminales passer de l'aorte dans cette veine ; mais bientôt il s'en forme davantage.

La veine que nous nommons, à l'exemple de M. Rathke, *veine cardinale*, se prolonge en avant sur toute la longueur de la corde dorsale, au dessous de l'aorte, entre celle-ci et les corps de Wolff. Il paraît même qu'elle est simple dans tout ce trajet ; cependant il est assez difficile d'arriver à une certitude à cet égard ; car d'en haut elle est recouverte en entier

par le courant de l'aorte et par la corde dorsale, et de profil, l'une des veines recouvrirait l'autre s'il y en avait deux ; car elles seraient en tout cas adjacentes et ne pourraient prendre des chemins différens que dans la région du foie. Si donc la veine, comme nous le croyons, est simple dans la partie postérieure du corps, elle devra toujours se bifurquer dans la région du foie, derrière la nageoire pectorale, et la partie antérieure du corps aurait ainsi au moins deux veines cardinales. Chacune de ces veines (fig. 57) est dirigée en avant et en dehors et, se maintenant toujours au même niveau, au bord inférieur de la corde dorsale, elles confluent de leur côté avec la veine jugulaire, à l'extrémité supérieure du ductus Cuvieri. C'est ainsi que la veine jugulaire et la veine cardinale ne forment en quelque sorte qu'un seul courant veineux le long de la colonne vertébrale, courant qui se rencontre dans le ductus Cuvieri, par lequel il arrive droit au cœur.

Dans l'origine, la *veine cardinale* n'a d'autre but que de ramener au cœur le sang contenu dans le petit nombre d'anses caudales de l'aorte. Mais bientôt son domaine s'agrandit par suite du développement des vaisseaux intervertébraux. Elle était déjà formée depuis longtemps, lorsque je vis pour la première fois çà et là une cellule sanguine se détacher du courant de l'aorte, remonter vers le dos, y décrire un arc et redescendre pour rentrer dans son courant ; bientôt après je vis le système *des vaisseaux intervertébraux* se développer complètement : de toutes parts naissaient, le long de l'aorte, de petites branches artérielles qui remontaient le long des corps de vertèbres et des apophyses, puis se bifurquaient et venaient aboutir dans la veine la plus voisine, en avant et en arrière du petit tronc artériel. Chaque petit tronc artériel partageait ainsi son courant entre les deux troncs veineux les plus rapprochés, et chaque tronc veineux recevait son sang de deux branches artérielles.

Rien n'était beau comme les nombreux petits courans que présentait, à cette époque, la partie dorsale du corps de l'embryon (fig. 71 et 82); mais il était assez difficile de bien reconnaître les rapports de ces petits troncs avec les vertebres. Chaque tronc artériel correspondait exactement à deux vertebres, ensorte qu'il y avait en tout autant de canaux sanguins que de vertebres, puisque à chaque artere correspond une veine. L'alternance entre les veines et les artères était rigoureuse, de maniere que si la premiere vertebre avait une artere, la seconde avait une veine, la troisieme une artère, etc. Il est inutile de faire remarquer que la conformité était parfaite de chaque côté du poisson; seulement je crus remarquer qu'il n'y avait pas identite entre la nature des vaisseaux, et telle vertebre qui portait une veine à droite avait une artere sur le côté gauche. Je crus aussi remarquer des anastomoses, allant d'un côté à l'autre; cependant je n'ai pas pu m'en assurer d'une maniere positive, quoique je me sois donné beaucoup de peine à ce sujet.

Ce n'est qu'assez tard, à ce qu'il paraît, que le systeme des vaisseaux intervertébraux se développe au point que chaque vertebre ait son artère et sa veine, comme cela se voit dans les jeunes poissons âgés de plusieurs semaines (fig. 91). Il paraît cependant qu'une partie de ces canaux, veines et arteres, disparaît de nouveau avec l'âge; car chez les Salmones adultes, chaque vertebre est loin d'avoir son artere et sa veine; il regne même à ce sujet une assez grande irrégularité.

Il ne nous reste plus, pour terminer la description de la circulation, qu'à jeter un coup d'œil sur les métamorphoses que subissent les canaux sanguins des organes nutritifs et en particulier la circulation *vitellaire et hépatique*.

Il existe de singuliers rapports entre la circulation du foie de l'embryon et la maniere d'être des vaisseaux branchiaux.

Il est évident que l'on ne saurait nier une certaine analogie entre les fonctions du foie et de la veine porte relativement à l'intestin, et celles des organes respiratoires relativement à tout le corps. Il est certain aussi que la sécrétion des matières sous forme gazeuze, qui s'opère dans les organes de la respiration, présente une certaine corrélation avec la sécrétion biliaire. Or, nous avons démontré ci-dessus que, dans l'embryon du poisson, il n'y a qu'une partie du sang qui soit soumise à la respiration dans les franges branchiales, tandis que l'autre partie passe directement du cœur dans l'aorte sans subir cette transformation. Il existe quelque chose de semblable à l'égard du foie chez les embryons des poissons; tandis que dans le poisson adulte, tout le sang venant de l'intestin passe dans la veine porte, pour subir une transformation particulière dans le foie, l'embryon n'envoie qu'une partie de son sang intestinal se ramifier dans le foie; la plus grande partie passe à côté pour se rendre immédiatement dans le cœur. Ce n'est qu'après l'éclosion, à mesure que le vitellus se résorbe et que le sac vitellaire rentre dans la cavité abdominale, que le courant du sang intestinal se verse en entier dans le foie.

Ces rapports du sang avec le foie ressortent de la manière la plus évidente de nos figures 66, 67, 68 et 71, qui sont relatives à la circulation de la veine porte. La veine intestinale qui a déjà reçu une quantité considérable de petits rameaux provenant des ramifications artérielles de l'intestin, coule à la face inférieure de ce dernier, le long de la nageoire embryonaire du ventre, jusque tout près du foie, se recourbe ici à angle aigu en arrière, après avoir détaché quelques petits rameaux dans le foie (fig. 81) et de là se divise en une quantité de petits rameaux qui se dispersent tous sur le côté droit du vitellus. Toutes ces branches, si diversement ramifiées, confluent de nouveau avec celles venant du foie en une grande veine qui regagne le

cœur par le côté droit du vitellus, en décrivant un grand arc (fig. 68). Cet arc est le même que décrivait la veine intestinale lorsqu'elle fonctionnait encore comme veine vitellaire postérieure droite ; aussi une partie du sang de la veine intestinale regagne-t-elle cet arc par un canal direct, sans se ramifier.

Plus tard on voit se former partout, entre la veine intestinale et l'arc, le réseau vasculaire intermédiaire du côté droit du vitellus (fig. 81) ; lorsque, après l'éclosion, le sac vitellaire rentre dans la cavité abdominale et que son contenu vient à être résorbé, on voit ce réseau intermédiaire entre la partie intestinale et la partie cardiale de la veine intestinale se retirer insensiblement dans le foie, et, dès que le vitellus, y compris le réservoir huileux, est complètement résorbé, toutes les branches veineuses ont passé au foie et la circulation portale complète se trouve établie dans ce dernier (fig. 91). La veine intestinale postérieure droite se divise par conséquent, dans le cours du développement, par suite de la formation du réseau intermédiaire que nous venons de mentionner, en deux parties : la *partie cardiale* ; c'est le tronc le plus court, celui qui, dans le poisson adulte, persiste comme *veine cave* ou *veine hépatique*, destinée à ramener le sang du foie dans l'oreillette : et la *partie intestinale*, qui est représentée dans le poisson adulte par la totalité des veines portales et dont le tronc embryonaire est conservé dans la veine qui se dirige en avant entre les feuillets antérieurs du péritoine, qui servent comme mésentère antérieur au rectum. La preuve que c'est de la veine intestinale que se développe tout le système portal, nous est fournie par sa manière d'être dans les périodes ultérieures, lorsque l'estomac et ses appendices commencent à se détacher du tube intestinal d'abord simple. Aussi longtemps que l'intestin présente un tube droit, se dirigeant d'une manière continue du canal vitellaire jusqu'à l'anus (par conséquent pendant

toute la vie embryonique, et jusqu'à la résorption presque complète du sac vitellaire), la veine intestinale se maintient à la face inférieure du tube qu'elle longe jusqu'au foie ; mais aussitôt que l'intestin commence à se renfler dans la région destinée à devenir l'estomac, la forme en crochet de ce dernier se trouve en quelque sorte indiquée d'avance par une courbe de la veine intestinale, dirigée en haut et à droite (fig. 89 et 90). Au moyen de cette déviation, la veine atteint d'une part la face interne du foie où elle aboutit, et, d'autre part, il en résulte une division dans l'intestin, division qui paraît correspondre à l'hameçon de l'estomac. J'ai regretté que mes poissons ne vécussent pas assez longtemps pour me permettre de poursuivre ce développement de l'estomac et de la veine porte.

Les veines de la partie supérieure de l'intestin, particulièrement celles qui sont situées entre la vessie natatoire et l'intestin, ne naissent pas de la veine intestinale inférieure, mais se forment insensiblement des nombreuses branches artérielles que l'aorte envoie dans cette partie, et l'on dirait qu'elles se composent de plusieurs pièces dirigées en avant, le long de l'intestin (*).

M. Rathke a fait dans ces derniers temps du développement du système veineux des vertébrés le sujet d'une monographie très-intéressante, et cet habile observateur a essayé d'établir sur les faits si nombreux qu'il a recueillis, une loi générale du développement du système veineux chez tous les vertébrés. Mais s'il m'est permis d'en juger d'après mes observations, cette loi devra subir des modifications importantes dans plusieurs de ses parties. Il paraît d'ailleurs que c'est la classe des poissons qui offre le plus de variations dans le développement du système

(*) C'est par erreur que ces veines ont été colorées comme des artères dans la figure

veineux, puisque la Palée, la Baveuse et la Brême présentent des différences si frappantes.

Suivant M. Rathke, le sang de tous les vertébrés se réunirait, dans l'origine, en quatre troncs principaux, les deux veines jugulaires appartenant à la tête et les deux veines cardiales appartenant au tronc. Mais il est évident que, chez la Palée au moins, les veines jugulaires n'existent pas isolément dans l'origine ; elles resultent au contraire d'un second développement, puisque, ainsi que nous l'avons vu ci-dessus, il se forme dans l'origine *deux* troncs veineux de chaque côté de la tête, les veines jugulaires pour le sang du cerveau et les veines vitellaires antérieures pour le sang des yeux, quoique la durée de ces dernieres soit tres-éphémere dans la Palée. Des recherches ultérieures nous apprendront si cette courte durée est une loi générale ou si la Palée fait encore ici exception.

Il résulte de l'exposé que nous venons de faire de la circulation, que les veines cardinales, comme les appelle M. Rathke, ou les veines caves postérieures des anciens observateurs n'entrent nullement dans le plan primitif de la circulation de la Palée, mais qu'elles appartiennent au contraire a une époque postérieure du développement, puisqu'elles n'apparaissent qu'avec la formation des arcs branchiaux. Les veines vitellaires postérieures (dont la droite devient la veine porte, comme nous l'avons démontré,) sont, dans les premiers temps de la vie embryonique, les seuls canaux qui ramenent le sang du tronc au cœur.

Les faits que nous avons signalés démontrent suffisamment qu'il est à peu près impossible d'établir des regles générales, applicables a toute la classe des poissons, sans avoir étudié en détail les différentes familles ; et si les lois établies par M. Rathke devaient se confirmer, la Palée au moins ferait une exception à la règle générale.

Voici en peu de mots le résumé du développement du cœur et des vaisseaux dans l'embryon de la Palée : le cœur, de massif qu'il était, devient creux et se divise en trois parties distinctes, l'oreillette, le ventricule et le bulbe : ces trois parties, placées d'abord de champ, se superposent de manière que l'oreillette se trouve au dessus du ventricule, et que, par l'effet d'une demi-rotation autour de son axe, le côté gauche du cœur devient le côté inférieur. La circulation est d'abord parfaitement symétrique ; deux arcs aortiques conduisent le sang du bulbe de l'aorte dans les deux carotides, qui le distribuent au cerveau et aux yeux, puis dans l'aorte qui le porte dans le reste du corps. Le sang du cerveau revient par les jugulaires, celui des yeux par les veines vitellaires antérieures, celui du corps par les veines vitellaires postérieures. Les veines vitellaires antérieures disparaissent, et les jugulaires sont les seuls vaisseaux veineux de la tête. Il survient plus tard une époque d'asymétrie ; la veine vitellaire postérieure disparaît du côté gauche, celle de droite devient veine intestinale et, par la suite, veine porte. La carotide droite l'emporte de beaucoup sur celle de gauche, tandis que la jugulaire gauche se développe au détriment de celle de droite. Il se forme, pendant cette période d'asymétrie, des arcs branchiaux et des veines cardinales pour le sang revenant du tronc. La symétrie se rétablit enfin de nouveau entre les vaisseaux de la tête, l'embryon rompt sa coquille, et avec l'établissement d'une véritable circulation respiratoire dans les branchies se développe aussi une circulation hépatique complète.

CHAPITRE XI.

CONFORMATION EXTÉRIEURE DE L'EMBRYON.

Le poisson n'affecte pas, dans le cours de son développement, des formes aussi variées que beaucoup d'animaux supérieurs et inférieurs, dont l'embryologie est rendue très-difficile par cette grande dissemblance qui existe entre l'embryon et l'animal adulte. Dès que l'embryon se distingue comme tel des autres parties du germe celluleux (et cette époque, comme nous l'avons vu, est indiquée par l'opposition de l'embryon et de la vessie vitellaire, voyez chap. III), il commence par affecter la forme d'une bande allongée, et la tête et le tronc se distinguent aussitôt par la forme différente qu'y affecte le sillon dorsal. Cette bande embryonique est recourbée autour du vitellus et apparaît en quelque sorte comme un produit hétérogène de ce dernier. Les deux extrémités, et particulièrement l'extrémité céphalaire, sont un peu plus larges que le tronc, et même, au milieu du corps, son diamètre transversal est beaucoup plus considérable que sa hauteur ; mais ces rapports de dimension changent bientôt par suite de la fermeture du sillon dorsal. La courbure de l'embryon correspond dans

l'origine exactement à la circonférence extérieure du vitellus; mais dès que le sillon dorsal est fermé et que la corde dorsale est apparue, la courbure de l'embryon n'est plus tout-à-fait parallèle à celle du vitellus; ce dernier ne conserve pas cette forme globulaire parfaite qu'il avait auparavant, mais paraît étranglé par l'embryon et renflé sur les côtés (fig. 30 et 33). L'embryon lui-même est situé dans cet enfoncement du vitellus; ce qui fait que, de profil, l'on n'aperçoit pas toute sa hauteur; de sorte que les bords de l'enfoncement vitellaire dépassent et cachent sa base, particulièrement à l'extrémité céphalaire. On remarque alors sur son pourtour extérieur différentes protubérances tuberculeuses qui transforment la courbe simple de l'embryon en une ligne brisée, présentant trois angles correspondant aux tubérosités; la première de ces brisures, située sur la limite entre le mésencéphale et l'épencéphale, est la *courbure céphalaire* (s); la seconde, située dans la région qui suit l'oreille, est la *courbure nuchale* (t); la troisième, enfin, qu'on remarque là où paraîtra plus tard l'anus, est la *courbure dorsale* (u) (fig. 27 et 31).

La *courbure céphalaire* (s) a reçu dernièrement par Reichert (*) une importance beaucoup plus grande qu'elle ne le mérite. Cet observateur, s'appuyant sur des observations incomplètes, pense qu'elle existe chez les mammifères, les oiseaux et les reptiles écaillés, mais qu'elle manque aux batraciens et aux poissons: il voit dans cette prétendue différence un caractère essentiel qui divise l'embranchement des vertébrés en deux grands groupes, dont l'un aurait une courbure céphalique, tandis que l'autre en serait dépourvu; et le degré d'inclinaison de cette courbe serait, selon lui, le critère pour le rang plus ou moins élevé que l'animal devrait occuper dans la série des

(*) Entwickelungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien.

vertébrés. On n'a pas besoin de longues recherches pour sentir tout ce qu'il y a d'arbitraire dans de pareilles spéculations; la nature elle-même se charge d'en faire justice, car, d'une part, il est complètement faux que la courbure céphalaire soit moins prononcée chez les serpens ou chez les oiseaux que chez les mammifères et chez l'homme; Rathke ayant démontré par ses recherches sur la couleuvre à collier qu'il n'existe aucune gradation semblable. D'un autre côté, s'il est vrai que cette courbe soit moins prononcée chez les batraciens et les poissons que chez les animaux supérieurs, il y a loin de là à une absence complète. Cette courbe est même très-distincte dans les poissons, et pour qu'on ne m'accuse pas de dénigrer à plaisir l'auteur que je combats, je dirai que je ne suis pas le seul qui l'ait remarqué, puisque M. de Baer (*) l'a déjà figurée antérieurement dans la petite Brême (Abramis Blicca). Avant que la cavité du crâne ne soit fermée en haut, et lorsque les carènes dorsales circonscrivent encore un espace cérébral largement ouvert, on distingue fort bien dans tous les embryons de la Palée, soit qu'on les sorte de leur enveloppe ou qu'on les y laisse, le point culminant entre la seconde et la troisième division cérébrale, et, sous ce point culminant, une inflexion de la ligne basale du crâne qui fait que l'extrémité antérieure de ce dernier paraît plus inclinée vers le vitellus qu'elle ne le serait d'après la direction de l'axe du tronc. Par suite de cette inflexion de l'axe embryonaire, l'enfoncement du vitellus, dans lequel est située la tête de l'embryon, paraît beaucoup plus considérable que celui du tronc; aussi la face inférieure de l'extrémité céphalaire y est-elle cachée jusqu'à la moitié des yeux (fig, 27, 29, 30, 31 et 32).

La courbe elle-même est d'abord très-faible et légèrement in-

(**) Entwickelungsgeschichte der Fische, fig. 9 et 12.

diquée ; mais elle persiste bien moins longtemps que chez les animaux supérieurs. Les poissons forment par conséquent sous ce rapport un contraste réel avec ces derniers, contraste dont il importe de tenir compte, mais auquel on a attribué une valeur exagérée. Quant à la cause qui fait que cette courbe se développe d'une manière aussi inégale, je ne saurais en aucune façon l'indiquer. L'opinion de M. Rathke, qui prétend que la formation de la courbe céphalaire est due au développement du squelette cartilagineux, et plus particulièrement à celui du pilier moyen du crâne, qui, en s'élevant verticalement du bord postérieur du trou de l'hypophyse, s'engagerait dans le sillon entre le mésencéphale et l'epencéphale, me paraît erronée, par la raison que, chez les poissons au moins, la courbe céphalaire disparaît longtemps avant qu'il existe un squelette cartilagineux formant la base du crâne. Il est vrai que les animaux chez lesquels le pilier moyen du crâne manque, ou est faiblement développé, ont ordinairement la courbure céphalaire faible et que les animaux à courbure céphalaire très-marquée ont en revanche le pilier moyen fort développé ; mais il semble que cette grandeur du pilier moyen soit plutôt la conséquence que la cause de la courbure, attendu que celle-ci existe déjà avant la formation d'un squelette cartilagineux. Il serait plus naturel, à mon avis, de chercher la raison de cette existence éphémère de la courbe chez les poissons dans l'absence de ce même pilier moyen du crâne qui persiste chez les autres animaux.

Les courbes *nuchale* (*t*) et *dorsale* (*u*) ont une durée tout aussi éphémère que la courbe céphalaire. Cependant c'est la courbe nuchale qui persiste le plus longtemps. Dans l'origine, lors de la première apparition de la corde dorsale, elle est située un peu derrière l'oreille, mais bientôt elle se trouve au dessus, marche et progresse avec elle vers l'œil, de sorte

qu'elle se confond presque avec la courbe céphalaire en une seule courbe au dessus de l'extrémité de la corde dorsale (fig. 140, 142). La durée plus longue de cette courbe réunie est évidemment déterminée par le fait que la corde dorsale fournit un appui plus solide à la masse du corps que le blastème épaissi de la base du crâne n'en fournit à la tête. En conséquence la tête s'infléchit, s'enfonce dans le vitellus et forme, à l'extrémité de la corde dorsale, une légère brisure qui disparaît dès que la base du crâne, devenue cartilagineuse, prête à la tête un appui plus solide (fig. 27, 31, 140, 142). La courbure dorsale s'égalise la première et a déjà disparu lorsque la queue commence à paraître.

C'est dans les premières époques de la vie embryonaire que la *disproportion entre la tête et le tronc* est la plus frappante. Il est vrai que cette disproportion serait peu considérable si l'on ne voulait considérer comme faisant partie de la tête que l'élargissement latéral de l'extrémité antérieure ; mais la position des oreilles nous oblige à envisager comme appartenant à la tête tout ce qui se trouve en avant des oreilles, par conséquent tout le tiers antérieur de l'embryon et davantage. La formation du cerveau et l'apparition du cœur et de la ceinture thoracique nous prouvent d'ailleurs que, de fait, la tête ou mieux la boîte cérébrale ne se ferme que derrière l'oreille et occupe par conséquent plus d'un tiers de la longueur totale de l'embryon. Il est vrai que cette prépondérance se trouve un peu tempérée lorsqu'on songe que tout ce qui est situé derrière la tête n'est autre chose que le trone et qu'il n'y a pas encore de queue ; ce qui fait que l'anus est situé presqu'à l'extrémité postérieure. Mais, d'un autre côté, il ne faut pas oublier que la face n'est encore qu'imparfaite et que la tête devra par conséquent s'allonger considérablement, puisque toutes les parties qui, dans le poisson adulte, sont situées en avant des yeux, n'existent pas en-

core ou bien sont situées à la face inférieure. En effet, la tête se termine en avant par le bord antérieur du prosencéphale, et par conséquent en un point qui correspond à peu près à l'espace intermédiaire entre les yeux du poisson adulte, puisque, comme nous l'avons vu, les yeux sont plus en arrière dans l'embryon que dans l'adulte.

Il en résulte par conséquent que c'est l'espace entre l'œil et l'occiput, si court dans le poisson adulte, qui atteint dans l'embryon une longueur si démesurée ; et la distance des yeux aux oreilles suffit pour nous en convaincre au premier coup d'œil (fig. 31, 133 et 136). Cette distance est en effet si grande que, comme nous l'apprend M. de Baer, un observateur habile, qui n'était pas familier avec les recherches embryologiques, prit pendant longtemps la vessie auditive pour un organe tout différent et chercha vainement l'oreille dans le voisinage des yeux.

Ces rapports de la tête et du tronc changent cependant avec le temps. Abstraction faite de l'apparition de la queue qui ajoute considérablement à la longueur du tronc, la tête elle-même devient plus courte, non seulement d'une manière passive en n'augmentant pas, tandis que le tronc augmente, mais aussi directement ; car elle se contracte et ses diverses parties qui d'abord étaient largement espacées, réduisent ainsi de fait la longueur réelle de la tête à mesure qu'elles se rapprochent et se superposent. On pourra poursuivre ces modifications survenues dans la forme de la tête, en passant successivement en revue les différentes figures de notre atlas dans lesquelles le rétrécissement entre les oreilles et les yeux est surtout très-frappant. Reste à savoir maintenant quelle est la cause de ce raccourcissement.

L'anatomie comparée nous enseigne que le refoulement et la superposition des différentes parties de la tête et surtout du

cerveau, les unes au dessus des autres, accompagne toujours un degré supérieur de développement chez les animaux. Dans le poisson adulte, les différentes parties du cerveau sont placées de champ; dans les mammifères adultes et dans l'homme, les hémisphères cérébrales s'étendent par dessus les autres parties du cerveau, qui, une fois superposées, n'ont plus la moindre ressemblance avec leur position dans les poissons. Mais, ainsi que nous l'enseigne l'embryologie, la position relative des différentes parties du cerveau change quelque peu dans le poisson adulte; le cervelet en particulier acquiert un développement exubérant, de manière à recouvrir la fente de l'épencéphale. D'un autre côté, nous observons quelque chose d'analogue dans les parties solides du crâne : la base du crâne se rétrécit à mesure que l'animal qui se développe appartient à un ordre plus élevé. Or, la même chose a lieu dans l'embryon, et il suffit, pour s'en convaincre, de comparer la longueur extraordinaire de la base du crâne alors qu'elle n'est que typique, avec sa forme ultérieure, lorsqu'elle est cartilagineuse ou lorsqu'elle devient osseuse. Le raccourcissement de la base du crâne et la superposition des différens organes qu'elle renferme et supporte, me paraît donc être une conséquence nécessaire du développement de l'espèce comme de toute la classe en général, et ce raccourcissement me paraît déterminé dans l'embryon par la solidification des parties qui en sont affectées. Il m'a d'ailleurs semblé, toutes les fois que j'ai eu l'occasion d'examiner le développement du tissu cartilagineux, que ce développement était toujours accompagné d'une contraction sensible du blastème; d'où je conclus que le contour primitif et rudimentaire des différentes parties du crâne, lorsqu'il est encore composé de cellules embryonaires ou d'un cytoblastème épaissi, est beaucoup plus grand que celui de la masse cartilagineuse qui en résulte plus tard, de même que celle-ci est aussi toujours plus étendue

que l'os qui en résulte. Le raccourcissement graduel de la base du crâne paraît donc avoir sa cause essentielle dans la contraction des parties qui se solidifient en devenant cartilages et os.

Mais ce n'est peut-être pas là la cause unique du phénomène que nous signalons. Le redressement graduel de la courbure nuchale doit également être pris en considération, et il est évident, puisque le redressement de cette courbe coïncide avec sa solidification, qu'il doit en résulter un raccourcissement. Mais comme, dans le poisson, la courbe n'est pas très-forte, le résultat du redressement ne doit pas non plus être très-sensible.

Il est une autre modification qui relève en partie des mêmes causes et qui est également propre à la partie céphalaire de l'embryon, avec cette différence cependant que, tandis que la précédente affectait de préférence le crâne, celle-ci se borne plutôt à la face; je veux parler de la *translation du nez et de la bouche*. Nous avons fait remarquer précédemment que le premier rudiment du nez apparaît à la face inférieure de la tête et que le nerf olfactif est un long fil qui se courbe autour du museau pour arriver aux fosses nasales situées plus bas (fig. 140, 142, 143). Insensiblement ces fosses nasales s'avancent; à l'époque de l'éclosion on les trouve à l'extrême pointe du museau, et dans le poisson âgé d'un mois, elles sont déjà situées à la face supérieure de la tête, à la même place qu'elles occupent dans le poisson adulte. Par suite de ce déplacement, le nerf olfactif se raccourcit naturellement et échange sa forme arquée contre une ligne droite, telle qu'elle existe dans le poisson adulte. Cependant ce raccourcissement des nerfs olfactifs n'en est pas pour cela très-sensible, par la raison que, tout en remontant, les fosses nasales sont en même temps reportées en avant à une plus grande distance des yeux. Ainsi que nous l'avons fait remarquer à plusieurs reprises, la face ne forme

pas, lors de la première apparition de l'embryon, ni longtemps après, un bec saillant en avant des yeux tel qu'il existe dans le poisson adulte. On pourrait même dire que la face n'existe pas encore en réalité, ou du moins elle n'est que sous les yeux, tandis qu'en avant, le bord antérieur de l'œil forme la limite antérieure de la tête, si toutefois l'on fait abstraction d'un léger renflement rostré de la masse embryonaire qui, placé entre les yeux, enveloppe le nerf olfactif dans sa courbe et représente le rudiment de la face entière. Peu à peu, la pointe du museau devient plus saillante, surtout pendant la formation et la solidification de la plaque faciale de la base du crâne, parce que des amas de nouvelles cellules destinées à la formation des os de la face viennent se déposer en cet endroit. De cette manière, les fosses nasales de la face extérieure de la plaque faciale sont en quelque sorte transportées machinalement en avant, et leur éloignement du bord antérieur des yeux va toujours en augmentant. C'est ainsi que la migration des fosses nasales vers la pointe du museau dont elles atteignent l'extrémité vers l'époque de l'éclosion, doit être envisagée, à mon avis, comme l'accumulation de nouvelles substances en avant des yeux, ou, en d'autres termes, comme le résultat de l'accroissement de la face. Leur translation à la face supérieure de la tête me semble au contraire déterminée par la chondrification et l'ossification de la plaque faciale : celle-ci, comme tous les tissus qui se transforment en cartilage et plus tard en os, se raccourcit en se solidifiant et son centre devient en quelque sorte un centre de rotation autour duquel se meuvent tous les points situés à la face antérieure et par conséquent aussi les fosses nasales avec tout l'appareil des maxillaires supérieurs et des intermaxillaires, qui eux aussi étaient à la face inférieure avant d'atteindre la pointe du museau. Ce qui me semble corroborer encore l'explication que je donne ici

de la translation des fosses nasales par la contraction résultant de l'ossification, c'est qu'elle a lieu précisément au moment de l'éclosion, c'est-à-dire à une époque où l'ossification de la plaque faciale et du crâne en général se fait avec la plus grande énergie.

La *translation de l'ouverture buccale* d'arrière en avant est également déterminée, quant aux parties qui dépendent du crâne, par l'ossification de la plaque faciale; mais il n'en est pas de même des parties inférieures, telles que le maxillaire inférieur, l'os hyoïde et l'appareil operculaire. L'accroissement de ces dernières paraît dépendre, ainsi que l'accroissement de l'opercule en arrière, d'un développement particulier et indépendant, qui ramène graduellement en avant ces parties et reporte ainsi l'ouverture buccale toujours plus près du bord antérieur de la face. Il est intéressant de voir comment cette position de l'ouverture buccale à la face inférieure de la tête, sous les yeux, correspond exactement au type des poissons cartilagineux et en particulier des Raies et des Requins qui, sous le rapport du squelette, sont bien inférieurs aux poissons osseux.

Une autre analogie entre nos embryons et les poissons cartilagineux consiste dans la *forme allongée* du corps et dans l'absence d'un appareil operculaire complet. Même à l'époque de l'éclosion, la mâchoire inférieure n'existe qu'à l'état rudimentaire, sous la forme d'un arc cartilagineux, et la bouche est encore à la face inférieure. L'os hyoïde n'a pas encore cette forme allongée qu'il affecte plus tard; c'est une pièce cartilagineuse plus ou moins arrondie, et les deux branches de la mâchoire inférieure forment un arc bien plus complet que plus tard; car, à mesure qu'ils se portent en avant, l'espace qui les sépare en arrière se rétrécit et s'allonge, et l'angle de soudure devient toujours plus pointu. Cette progression des pièces infé-

rieures de la bouche ne demeure pas sans influence sur la position des arcs branchiaux qui, d'abord verticaux, progressent graduellement par leur base; de telle sorte qu'ils deviennent obliques dans le poisson adulte; leur extrémité inférieure, qui est soudée à l'os hyoïde, étant beaucoup plus avancée que l'extrémité postérieure qui touche le crâne.

Nous avons étudié jusqu'ici plus particulièrement les modifications qui contribuent à façonner la tête; il nous reste maintenant à examiner celles qui contribuent à la formation du tronc. Un fait qui sous ce rapport est de la plus haute importance et que nous avons déjà mentionné en traitant du développement de l'intestin, c'est la *séparation du tronc et du vitellus* et la disparition graduelle de ce dernier, en même temps que le sac vitellaire passe dans la cavité abdominale. Avant l'apparition de l'embryon, le vitellus forme un globe parfaitement rond, dont la forme n'est susceptible d'être modifiée que par des influences mécaniques. Mais dès que l'embryon commence à s'élever au dessus du vitellus, cette forme régulière s'altère, sans que les changemens qui en résultent puissent être attribués aux mouvemens de l'embryon qui sont limités dans l'origine à de légères contractions, telles que les produirait un faible ressort. Il faut, à mon avis, chercher la cause de cette irrégularité dans la pression que la masse embryonaire exerce en s'enfonçant sur la masse vitellaire, pour gagner l'espace nécessaire à son accroissement. La conséquence naturelle de cet enfoncement, c'est que le vitellus commence par perdre sa forme sphérique et se renfle latéralement, tandis que l'embryon occupe une sorte de gouttière qu'il a l'air de s'être creusée lui-même. L'embryon se moule au reste complètement sur le vitellus, et nulle part on ne remarque, à cette époque, entre lui et ce dernier le moindre espace vide. Ce parallélisme ne dure cependant pas longtemps; l'embryon tend insensiblement à s'en dégager

et à placer son tronc dans une position plus tangentielle, ou plutôt à se courber latéralement. Mais pour que cette tendance puisse se réaliser, il faut que l'embryon soit dégagé en partie ou en entier du vitellus.

Ce dégagement s'opère d'une manière graduelle ; d'abord, la face inférieure de l'embryon formée par la couche celluleuse de l'intestin présente une gouttière évasée ; mais par suite de la transformation de cette gouttière en un tube cylindrique, la base de l'embryon, par laquelle celui-ci adhère au vitellus, se rétrécit, et c'est ainsi que, le diamètre vertical venant à l'emporter sur le diamètre horizontal, le tronc de l'embryon affecte cette forme comprimée latéralement qui est particulière au poisson adulte.

Nous avons dit plus haut (chap. IX) la manière dont cette transformation de l'intestin en un tube cylindrique contribue au dégagement du vitellus. Cette transformation n'influe que peu ou point sur la forme du vitellus, si ce n'est que l'impression que l'embryon déterminait dans l'origine à la surface de ce dernier, s'efface de nouveau, et que celui-ci reprend sa forme globuleuse qui n'est plus modifiée que par le sac abdominal que forme la membrane épithélienne dans la région du foie (voy. chapitre IV).

Le dégagement de la cavité buccale s'opère d'une manière un peu différente de celui de l'intestin. Ici aussi l'embryon repose, dans l'origine, par une base large et aplatie sur le vitellus ; mais nous avons vu que le dégagement avait lieu simultanément avec la disparition de la courbe nuchale. En outre, la couche celluleuse subit ici d'autres modifications que sur le tronc, puisqu'elle passe comme un rideau des côtés de la tête sur le vitellus, sans se mouler sur les différentes pièces de la cavité buccale ni sur le cœur. Cette différence me semble occasionnée par la largeur de la tête, et, quoique

cette largeur ne soit pas toujours aussi considérable qu'au commencement, il n'en est pas moins vrai que le rétrécissement de la tête n'est jamais aussi sensible que celui du tronc. L'espace qui se dégage est par conséquent moins long en avant qu'en arrière, puisque la région entre la ceinture thoracique et le foie forme le centre vers lequel s'achemine des deux côtés le dégagement. La partie postérieure du cœur et ses deux ductus Cuvieri sont encore à cette époque intimement unis au vitellus, puisque c'est par dessus ce dernier que passe la plus grande partie du sang veineux pour se rendre au cœur; et cette circonstance fait que le vitellus reste plus longtemps attaché à la tête qu'on ne devrait l'attendre, à en juger par la partie postérieure. Peu à peu le dégagement se continue cependant aussi d'avant en arrière; la couche épidermoïdale s'applique contre les flancs de la tête et du cou, et le cœur seul reste libre au moyen d'un sac de la membrane épidermoïdale qui joue ici le rôle du péricarde.

Si le cœur est cause que le vitellus reste plus longtemps attaché à l'embryon dans le voisinage de la tête, il importe également de tenir compte des modifications qui surviennent dans la *position du cœur* sous l'influence du vitellus et qui sont en rapports intimes avec la résorption de ce dernier, ainsi qu'avec le rapprochement du foie vers la tête, qui en est la conséquence. On comprend aisément, en effet, que ces organes attachés tous deux à la surface du vitellus, suivent ce dernier dans son dépérissement, et se rapprochent ainsi du canal vitellaire qui est le centre vers lequel le vitellus tend à se retirer. Par suite de ces modifications, le cœur est amené à échanger sa position d'abord verticale contre une position tout-à-fait horizontale, résultant de ce que ces prolongemens postérieurs sont attirés vers le corps, tandis que sa face inférieure s'éloigne toujours plus du vitellus.

Le foie avance également par suite de ce dégagement graduel d'arrière en avant, pour remplir l'espace occupé auparavant par le vitellus, et comme la résorption de celui-ci continue toujours, il arrive un moment où, le vitellus ayant complètement disparu, le foie n'est plus séparé du cœur que par le diaphragme, qui est très-mince.

Un phénomène assez particulier, c'est l'apparition de la *vessie vitellaire* que l'on remarque déjà dès les premiers jours du germe. C'est, comme nous l'avons fait remarquer plus haut, un renflement d'une partie du germe qui entre peu de temps après en opposition directe avec le corps de l'embryon et disparaît par résorption à mesure que ce dernier se développe. D'abord circulaire et hémisphérique, la vessie vitellaire devient plus tard globulaire et présente une pointe arrondie qui fait une saillie notable au dessus de la circonférence du vitellus (fig. 31). Il faut bien se garder de confondre ce produit particulier des cellules embryonaires avec un autre endroit non garni de cellules qu'on aperçoit dans l'origine sur le vitellus de la Palée, et que nous avons nommé le *trou vitellaire*. Il arrive souvent que ce trou vitellaire qui finit par être entièrement envahi par les cellules embryonaires, se renfle par suite de la pression qu'exercent les cellules embryonaires autour de lui, et c'est alors qu'il a la plus grande ressemblance avec la vessie vitellaire. Cependant, la position respective de ces deux renflemens les fera toujours suffisamment reconnaître; le premier (la vessie vitellaire) étant situé à l'opposite du centre de l'embryon, l'autre (le trou vitellaire), à l'extrémité postérieure du tronc. Il est à remarquer aussi que ni l'un ni l'autre de ces renflemens ne sont de longue durée: le trou vitellaire disparaît avec la formation complète de la couche épidermoïdale de l'embryon; la vessie vitellaire, à l'époque de la formation du cœur.

Il nous reste à mentionner l'apparition de la queue et la for-

mation des différentes nageoires. La *queue*, le principal organe locomoteur du poisson, n'existe pas dans le germe embryonaire, et ce serait une erreur de supposer qu'elle se dégage insensiblement du vitellus comme le tronc. L'embryon n'a d'abord que la tête et le tronc; et ce dernier se termine dans la région anale aussi long-temps qu'il est adhérent au vitellus. La queue apparaît d'abord sous la forme d'un tubercule arrondi à l'extrémité de la courbe embryonique (fig. 136); mais bientôt elle commence à s'allonger, en s'arquant, tout en devenant plus plate. Je n'ai pas pu m'assurer positivement si elle est plus fréquemment arquée à droite qu'à gauche; cependant ce dernier cas me paraît être le plus fréquent. L'embryon s'en sert dès l'origine comme d'un organe locomoteur puissant, et quelques coups de queue lui permettent de se retourner entièrement dans l'œuf. Lorsqu'on le sort de l'œuf, l'embryon étend sa queue en droite ligne en la recourbant un peu en haut (fig. 42, 46, 140 et 142); mais il faut bien distinguer cette courbure de celle qu'on remarque après l'éclosion; c'est une courbure uniforme et douce de tout le tronc, y compris la partie caudale; tandis que la courbure de la queue de l'embryon éclos n'affecte que la partie postérieure de la corde dorsale.

Aussi longtemps que la queue est plus ou moins cylindrique, la peau la serre de très-près, et ce n'est qu'à mesure qu'elle s'aplatit que la *nageoire impaire* commence à se montrer sur sa tranche, d'abord sous la forme d'une bordure fine et étroite, qui commence dans la région dorsale, un peu au dessus du foie, et, s'élevant graduellement, atteint sa plus grande largeur près de l'extrémité de la queue; de là, elle va en diminuant jusque vers l'anus, où elle est interrompue par l'ouverture de l'intestin; mais elle ne discontinue pas pour cela; elle se poursuit au contraire en avant de l'anus, le long de l'intestin, aussi loin que l'embryon est dégagé du vitellus. Pendant long-temps

ce n'est qu'un pli uniforme de la peau qui ne fait qu'augmenter de largeur à mesure que l'embryon grandit ; mais vers l'époque de l'éclosion, on commence à remarquer quelques échancrures sur son pourtour ; les parties intermédiaires s'élèvent et indiquent ainsi la tendance de l'embryon à diviser sa nageoire simple en plusieurs nageoires impaires, qui, comme l'on sait, sont au nombre de quatre dans les Salmones, la dorsale, l'adipeuse, la caudale et l'anale.

Dans la Palée, cette séparation n'est indiquée au moment de l'éclosion (fig. 85) que par quelques échancrures très-faibles. Dans le Saumon (fig. 170), les échancrures sont bien plus profondes ; la caudale est de toutes les nageoires celle qui se détache le mieux de ses voisines, tandis que l'échancrure entre la dorsale et l'adipeuse est à peine sensible. Dans l'origine, l'adipeuse est plus haute que la dorsale, mais bientôt ces rapports changent. La caudale n'est nullement échancrée, comme dans le poisson adulte, mais au contraire arrondie, et sa plus grande largeur coïncide à peu près avec le prolongement de la corde dorsale : elle ne prend sa forme semi-lunaire que plus tard, après avoir été pendant quelque temps tronquée verticalement, comme elle l'est pendant toute la vie chez quelques espèces de Salmones. Les échancrures entre les nageoires impaires deviennent toujours plus profondes avec l'âge et atteignent enfin le bord du tronc. Dès lors il n'y a plus de continuité entre les différentes nageoires impaires, mais elles portent encore longtemps l'empreinte de leur origine, car elles s'élèvent très-obliquement vers le sommet, le premier rayon étant très-court, le second plus long, et ainsi de suite, jusque vers le milieu de la nageoire et de même sur le revers opposé. A cette époque, la longueur de la nageoire l'emporte encore de beaucoup sur la hauteur, contrairement à ce qui a lieu dans le poisson adulte. Ce mode de développement des nageoires verticales semble être commun

a tous les poissons; il a du moins été signalé par M. de Baer dans la Brême, par M. Carus dans la Perche, par M. Filippi dans le Boulereau (fig. 85, 88, 89, 170, 171, 172).

La ventrale primitive impaire disparaît, sans plus subir de modifications, pour faire place aux ventrales paires. Mais sa disparition ne s'opère pas d'une manière aussi rapide qu'on pourrait l'attendre; elle n'a lieu que par places, et l'on dirait alors que des lambeaux en ont été arrachés.

La *courbure de l'extrémité de la corde dorsale*, qui commence à se manifester dans la Palée peu de temps avant l'éclosion et atteint sa plus grande hauteur à peu près six semaines plus tard, est une autre particularité des embryons qui mérite d'être prise en considération, parce qu'elle disparaît par la suite et n'existe, chez les poissons adultes, que dans les quelques genres de Ganoïdes et de Placoïdes qui vivent encore dans notre époque. Ces rapports n'ont point échappé aux observateurs, et M. de Baer en particulier s'exprime ainsi au sujet de la petite Brême: « Je fus très-étonné de voir qu'à partir du cinquième jour, l'extrémité du tronc de la corde dorsale se courbait en haut, ensorte que la caudale qui commençait à se développer, n'occupait pas précisément l'extrémité du poisson, mais était soudée plus bas vers l'extrémité de la colonne vertébrale; particularité qui persiste pendant toute la vie chez les poissons cartilagineux. » Cette particularité, de concert avec plusieurs autres traits propres aux embryons, m'a conduit naturellement à examiner les rapports qui existent entre ces modifications et les caractères qui distinguent les poissons fossiles des différentes époques géologiques.

Depuis longtemps on a discuté dans des sens très-divers la question de l'analogie entre les phases du développement des animaux vivant maintenant et les changemens qui sont survenus dans l'ordre de succession des espèces fossiles; mais faute

de renseignemens précis sur l'un ou l'autre des côtés de la question, ces généralisations sont restées dans un vague très-fâcheux pour les vrais progrès de la science. Sans entrer ici dans des considérations hasardées, sans aborder le domaine encore trop peu cultivé de la plus grande analogie qu'offrent entre elles les différentes parties du corps des poissons fossiles les plus anciens et que l'on pourrait paralléliser avec l'homogénéité des tissus primitifs de l'embryon, je me bornerai à faire ressortir quelques points qui ne sauraient plus être contestés et qui, je l'espère, feront faire de nouvelles recherches sur l'ensemble de la question.

Il est un fait bien connu de tous les anatomistes, c'est que la colonne vertébrale des poissons cartilagineux ne se termine pas de la même manière que celle des poissons osseux : chez les premiers, les corps de vertèbres deviennent successivement plus petits d'avant en arrière et se relèvent plus ou moins vers le bout de la queue, ensorte que la partie de la colonne vertébrale qui porte les rayons de la caudale, forme un angle très-ouvert avec l'axe longitudinale du tronc. Il résulte de cette disposition une forme toute particulière de la nageoire caudale : au lieu d'être bifurquée symétriquement, elle est simplement bilobée, de telle sorte que le lobe supérieur situé, comme l'inférieur, sous le prolongement de la colonne vertébrale, s'étend plus en arrière que ce dernier, qui n'est dû qu'à un allongement des rayons antérieurs de ce même côté inférieur des vertèbres. Il résulte de là que la nageoire caudale des Plagiostomes n'a proprement pas de rayons insérés à la face supérieure des vertèbres. Chez les poissons osseux, au contraire, la colonne vertébrale se termine en arrière par une grande pièce, dont les apophyses en haut et en bas sont fortement dilatées, de manière à former une large plaque verticale, dont le bord postérieur est coupé symétriquement, de manière à offrir aux

rayons de la nageoire une base d'insertion également développée au dessus et au dessous du prolongement de la colonne vertébrale. Cette pièce caudale peut être envisagée comme résultant de plusieurs vertèbres soudées ensemble ou bien comme une simple vertèbre dilatée, portant plusieurs apophyses verticales. La corde dorsale se continue dans son intérieur, et est également un peu courbée vers le haut, de sorte que, abstraction faite des anneaux vertébraux osseux, qui entourent la corde, sa conformation serait comme dans les Plagiostomes. Mais les apophyses de cette pièce caudale sont toujours placées de manière que celles de la face supérieure portent la moitié supérieure des rayons de la caudale, et les apophyses inférieures les rayons inférieurs ; et il résulte de cette disposition une forme très-régulière de la nageoire caudale, qui se divise en deux lobes d'égale valeur, dont les rayons sont insérés en éventail sur les apophyses épineuses de la dernière vertèbre et répartis de telle sorte que les rayons du lobe supérieur correspondent aux apophyses supérieures et ceux du lobe inférieur aux apophyses inférieures. Les légères différences de forme et de taille que l'on remarque quelquefois entre ces deux lobes, n'affectent jamais la disposition des rayons ; car même lorsque la nageoire caudale est coupée carrément ou arrondie, elle ne se divise pas moins invariablement en deux parties de dimensions à peu près égales, dont la supérieure est insérée sur les apophyses supérieures de la dernière vertèbre. On peut donc envisager cette disposition comme constante chez les poissons osseux, malgré la légère inégalité que l'on observe parfois entre les apophyses supérieures et les inférieures et malgré la courbe dont la corde dorsale est affectée à son extrémité postérieure.

Un autre fait non moins constant qui résulte des recherches de M. Agassiz sur les poissons fossiles, c'est que les pois-

sons fossiles les plus anciens appartiennent à deux ordres seulement, savoir : 1° les *Placoïdes*, qui embrassent les poissons cartilagineux proprement dits, tels que les Cyclostomes, les Squales, les Raies, etc., et 2° les *Ganoïdes*, dont les types de la création actuelle ne sauraient donner une juste idée, mais qui comprennent tous les poissons osseux qui ont existé à la surface de notre globe avant la déposition des terrains crétacés. Le petit nombre de cas où l'on a trouvé la partie postérieure du corps des Placoïdes fossiles dans un bon état de conservation, ont montré que cette partie de leur squelette était conformée dans les types du monde primitif comme elle l'est maintenant chez les Plagiostomes. Mais il n'en est pas de même des poissons osseux les plus anciens, c'est-à-dire de ceux qui appartiennent à l'ordre des Ganoïdes et que l'on trouve dans les couches de la terre déposées antérieurement aux terrains jurassiques. Loin d'avoir la queue symétrique et la nageoire caudale bifurquée symétriquement, comme leurs représentans modernes, c'est-à-dire comme les espèces qui ont existé durant la déposition des terrains jurassiques, crétacés et tertiaires, et comme les espèces de cet ordre qui vivent encore maintenant, les Ganoïdes des époques les plus anciennes, c'est-à-dire ceux qui ont existé dès les premiers développemens de la vie organique sur la terre, durant l'époque de la déposition des terrains de transition, des terrains houillers et des terrains triasiques, et dont les espèces sont très-nombreuses, ont *tous* la caudale simplement lobée et insérée *sous* un prolongement redressé de la colonne vertébrale, prolongement qui est formé également de vertèbres successivement plus petites, comme chez les Plagiostomes.

Une semblable conformation de la partie terminale de la colonne vertébrale chez les plus anciens représentans d'un ordre dont les espèces plus récentes ont la queue terminée d'une

manière symétrique, me paraît présenter l'analogie la plus frappante avec la conformation de ces mêmes parties chez l'embryon de la Palée et des poissons vivans en général, aux différentes époques de leur développement. On pourra donc dire à l'avenir, en restant rigoureusement dans les limites de l'observation, qu'à certains égards, les espèces fossiles d'une classe parcourent dans leur succession historique des métamorphoses semblables à celles que subissent les embryons en se développant; ou vice-versa, que les embryons des animaux de notre époque passent, dans les différentes époques de leur développement, par des états analogues à ceux que présentent les espèces fossiles dans leur succession; ou en d'autres termes enfin, que le développement d'une classe dans l'histoire de la terre offre, à divers égards, la plus grande analogie avec le développement d'un individu aux différentes époques de sa vie. La démonstration de cette vérité est un des plus beaux résultats de la paléontologie moderne.

Si j'ai insisté sur un point spécial dans ces comparaisons, c'est qu'ici l'analogie est tellement frappante, qu'elle ne saurait être contredite. On pourrait encore faire d'autres rapprochemens et tirer de la conformation des parties du corps de l'embryon, à différentes époques de sa vie, des inductions instructives pour apprécier les différentes combinaisons de caractères que l'on observe dans la classe des poissons. Ainsi, l'arrangement des nageoires verticales, tel qu'on l'observe chez les Anguilles où elles embrassent tout le tour du poisson d'avant en arrière et d'arrière en avant, combiné avec l'absence de ventrales, doit être envisagé comme un caractère d'infériorité, comparativement aux poissons dont les nageoires verticales sont moins étendues, et à ceux dont les ventrales sont bien développées. Or, c'est encore un fait digne de remarque que les poissons fossiles anciens, que l'on peut considérer comme les précurseurs des autres ver-

tébrés, sont *tous* abdominaux, c'est-à-dire qu'ils ont tous les ventrales placées au milieu du bord ventral de la cavité abdominale.

La tête des poissons fossiles étant rarement bien conservée, il n'est pas possible de déterminer quelle analogie existe entre sa forme dans les types les plus anciens de cette classe et celle des embryons de nos poissons. Il résulte cependant des recherches récentes de M. Agassiz que les genres Cephalaspis, Diplopterus, Palæoniscus, Platysomus, Pygopterus, Osteolepis, Cheirolepis, etc., dont quelques parties du crâne et de la face ont pu être rétablies, ont la gueule ouverte en dessous, comme l'embryon de la Palée et comme les Esturgeons et les Goniodontes, que M. Agassiz envisage comme les remplaçans, dans notre époque, des Ganoïdes des formations anciennes. Il n'y a pas jusqu'aux dimensions proportionnelles entre la face et le crâne, qui ne soient en faveur des rapprochemens que nous établissons ici. Tous les poissons des époques anciennes, jusqu'au Jura, ont la tête large, aplatie et brusquement tronquée en avant des yeux, et ce n'est que dans les Aspidorhynchus, les Belonostoma et plusieurs autres genres des terrains jurassiques qu'on commence à rencontrer ces mâchoires allongées en forme de bec, et cette position reculée des yeux causée par le grand développement des os de la face, qui se montre chez beaucoup de poissons de l'époque actuelle et qui ne se développe que fort tard chez les embryons.

CHAPITRE XII.

DÉVELOPPEMENT DES TISSUS EN GÉNÉRAL.

L'anatomie microscopique avait fait découvrir depuis longtemps, dans les plantes, des formes constitutives particulières, qui se trouverent être à peu près partout les mêmes et que l'on désigna sous le nom de *cellules*, à cause de leur ressemblance avec les cellules que construisent les abeilles. On reconnut que chaque cellule végétale était entourée d'une membrane particuliere représentant une vésicule ronde, remplie d'un contenu de nature diverse, et l'on s'aperçut en même temps que ces globules creuses, de grandeur variable, suivant les plantes, subissaient des modifications notables dans leur forme, tant par la pression qu'elles exercent réciproquement les unes sur les autres, que par suite de leur développement propre, selon leur usage dans l'économie végétale. On reconnut également que toutes les cellules ne subissaient pas les mêmes métamorphoses durant l'accroissement, les unes conservant leurs parois primitives, en changeant plus ou moins de forme, tandis que, dans d'autres, ces mêmes parois s'épaississaient par la déposition de nouvelles masses homogenes ou hétérogenes à leur face in-

térieure, et d'autres encore se fondaient avec leurs voisines ou bien étaient complètement résorbées. C'était à l'anatomie végétale à expliquer tous ces changemens, en nous faisant connaître les rapports des cellules primitives avec les métamorphoses qu'elles subissent, et avec la substance intercellulaire (c'est ainsi qu'on appelait la substance homogène, située entre les cellules, et qui était plus ou moins considérable selon l'accumulation des cellules); c'était à elle à fixer les règles d'après lesquelles les différentes cellules se coordonnent pour former les membranes, les faisceaux vasculaires et le parenchyme des plantes. Une pareille tâche devait naturellement conduire à des recherches sur la naissance des cellules, car ce n'était qu'en expliquant leur origine qu'on pouvait espérer d'arriver à des notions exactes sur l'accroissement et la vie des plantes. M. Mirbel entra le premier dans cette nouvelle voie, et ses recherches sur les plantes, et particulièrement sur le *Marchantia polymorpha* (*), le conduisirent à établir plusieurs règles sur les transformations que subissent les cellules. Suivant ce botaniste, les nouvelles cellules se forment tantôt dans les anciennes, tantôt dans la substance intercellulaire et tantôt par division ancienne des cellules. Pendant longtemps on se contenta de ces résultats ; mais plus tard l'investigation reçut une nouvelle impulsion par les travaux de M. Schleiden (**), et comme les résultats obtenus par ce savant et l'application qu'en a faite M. Schwann aux tissus animaux ont puissamment réagi sur l'étude des cellules animales, dont le développement n'avait point encore été jusque-là ramené à des lois fixes, je crois utile de donner ici un aperçu de ces recherches.

Voici quels sont, en peu de mots, les résultats principaux

(*) Annales du Musée, tom. I, pag. 55.

(**) Ueber Phytogenesis ; dans les Archives de Muller, année 1838, pag. 137.

des observations de M. Schleiden sur les cellules végétales. Des corpuscules d'une petitesse telle, qu'on réussit à peine à les apercevoir, même à l'aide d'un fort grossissement, se forment au milieu d'une substance homogène et sans structure, le *cytoblasteme*. Ces corpuscules, qui souvent deviennent creux dans leur développement ultérieur, constituent la base des cellules élémentaires dont sont formés tous les tissus sans exception ; ce sont les *nucléolules*. Une nouvelle substance, plus solide que le cytoblasteme ambiant, se dépose autour des nucléolules et y forme un nouveau corps, le *noyau* ou *cytoblaste*, qui contient toujours un et parfois aussi plusieurs nucléolules. Les noyaux sont pour la plupart sphériques, discoïdes ou lenticulaires, et leur contour varie en général de la forme ovale à la forme sphérique ; ils sont grenus, mais sans que l'on puisse distinguer précisément tous les grains, qui ont ordinairement une teinte grisâtre, plus foncée que le cytoblasteme ; souvent aussi ils sont d'une teinte argentine et fort difficiles à reconnaître à cause de leur transparence. Leur consistance augmente avec l'âge ; d'abord très-petits, ils s'accroissent constamment et finissent souvent par atteindre des dimensions assez considérables, qui cependant sont variables selon les différens tissus dans lesquels ils se trouvent. Dès qu'ils ont atteint une certaine taille, il se forme à l'une de leurs faces une vésicule ronde et transparente, qui est appuyée sur le noyau comme le verre d'une montre sur le cadran, et dont la délicatesse est telle, que la membrane dont elle se compose se dissout en très-peu de temps dans l'eau ; mais bientôt cette vésicule grandit tout en acquérant plus de solidité, et le noyau apparaît alors comme un petit corps enfermé dans son intérieur et appliqué contre l'une de ses parois. Cette membrane vésiculaire qui entoure ainsi le noyau n'est autre chose que la *cellule proprement dite*, ou l'enveloppe cellulaire, contenant, outre le

nucléolule et le noyau, un liquide généralement rempli de petites granules, qu'on a nommées *granules nutritives*, parce que très-souvent elles se perdent pendant que la cellule subit des changemens ultérieurs. Dans ces cellules se forment de jeunes cellules qui se développent dans le liquide du contenu cellulaire, de la même manière que la cellule-mère s'est développée dans le cytoblastème primitif. Dans les plantes phanérogames, les nouvelles cellules ne se forment que dans l'intérieur des cellules-mères, et jamais on n'en voit naître dans la substance intercellulaire. Tous les tissus des plantes se composent dans l'origine de pareilles cellules à noyaux et nucléolules.

Tels sont, sans entrer dans le détail des faits nombreux relatifs à l'anatomie et à la physiologie végétales, que l'auteur énumère en détail, les points capitaux du développement des cellules végétales, tel que le conçoit M. Schleiden. Comme nous l'avons fait remarquer plus haut, tous ces faits seraient peut-être restés sans profit pour l'étude des animaux, si M. Schwann (*) n'avait essayé d'appliquer le même principe à l'embryologie animale. On avait bien déjà remarqué à cet égard de nombreuses analogies entre les animaux et les plantes; mais la plupart des observations étaient restées isolées, et c'est sans doute à cause de la grande différence qui existe entre les tissus des deux règnes que les observateurs n'eurent pas l'idée de chercher des cellules modifiées dans les derniers élémens des tissus animaux. Cependant l'observation démontra bientôt ce que l'analogie n'osait supposer, et l'on finit par reconnaître que, *dans leur état primitif, tous les tissus se composent de cellules et que les élémens constitutifs de tous les organes, quelle que soit leur forme, sont nés de cellules.* On apprit

(*) Microscopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur der Pflanzen und der Thiere. Berlin, 1839.

bientôt à connaître la forme et les propriétés des cellules primitives des différens tissus, et l'on poursuivit avec plus ou moins de soin les métamorphoses que ces cellules devaient nécessairement subir dans leur développement et qui, comme il était facile de le prévoir, se trouvèrent être beaucoup plus variées et d'une influence beaucoup plus marquée sur les formes et la constitution des cellules dans les tissus animaux que dans les végétaux.

Ce nouveau principe une fois posé, de nombreux observateurs, et surtout des naturalistes allemands, s'appliquèrent à le vérifier par des recherches diverses et souvent fort difficiles à cause de l'extrême délicatesse des cellules primitives. La formation des cellules élémentaires fut adoptée par quelques observateurs, telle que MM. Schleiden et Schwann l'avaient proposée pour les plantes, et l'on a même cité des observations, quoique en petit nombre, à l'appui de cette opinion.

C'est en partant de ce principe général que l'on commença l'étude détaillée des différens tissus, qui furent bientôt classés en différens groupes, d'après les métamorphoses successives que subissent leurs cellules primitives.

M. Schwann commença par établir cinq groupes de cellules, dans lesquels il ne tint compte que des élémens persistans du corps humain et non pas des tissus embryonaires et de leurs changemens successifs. Il distingue :

1° Des cellules isolées et indépendantes qui flottent librement dans les liquides, ou qui sont entassées les unes à côté des autres, de manière à être mobiles. De ce nombre sont, d'après M. Schwann, les cellules des différentes sécrétions normales et pathologiques, ainsi que des liquides alimentaires du corps, tels que les corpuscules du sang, de la lymphe, du pus, etc.

2° Des cellules indépendantes, réunies en tissus continus,

tels que les différens tissus épithéliens, les pituens et les formations cornées, et, chez les poissons, la corde dorsale dont les cellules persistent pendant toute la vie. Dans tous ces tissus, les cellules sont disposées par rangées, de manière à former des membranes, telles que les différentes membranes épithéliennes, ou bien réunies en masse comme dans la corde dorsale.

3° Des tissus dans lesquels les parois des cellules se confondent entre elles et avec la substance intercellulaire : de ce nombre sont les tissus dont la substance intercellulaire est très-solide, comme par exemple les cartilages, les os et les dents.

4° Des tissus fibreux, dans lesquels les cellules se transforment en faisceaux de fibres, par scission des parois. De ce nombre sont, comme l'indique leur nom, la plupart des tissus à fibres solides, tels que les tendons, le tissu conjonctif et le tissu élastique.

5° Des tissus à fibres creuses, composées de cellules alignées dont les parois, en se touchant, se sont confondues et résorbées, de manière à former des cylindres creux. Tels sont les muscles, les nerfs et les vaisseaux capillaires.

Cette division des tissus devait cependant paraître bientôt insuffisante, surtout à la suite des travaux nombreux qui furent entrepris de toute part sur les cellules. Aussi M. Valentin en proposa-t-il une autre plus compliquée, dans laquelle il tint mieux compte des différentes parties constitutives des cellules et de leurs modifications particulières. Il n'entre pas dans notre plan de reproduire toutes ces théories, d'autant plus que nous n'avons à nous occuper ici que des poissons qui ont été tout-à-fait négligés sous le rapport de l'histiogenèse ou du développement des cellules.

Au lieu d'esquisser ici les lois générales de l'histiogenèse, pour lesquelles le petit nombre d'observations recueillies jusqu'ici me paraît insuffisant, nous chercherons de préférence

à rassembler sous des points de vue généraux les faits dont les détails sont rapportés dans les chapitres précédens. Là où les faits empruntés au domaine de l'ichthyologie ne suffisent pas pour éclaircir telle ou telle modification, nous aurons recours aux observations d'autres naturalistes, et en particulier à celles de MM. Schwann (*), Valentin (**) et à nos propres recherches (***) sur d'autres animaux, en faisant remarquer d'avance que nous reconnaissons fort bien toutes les lacunes de notre travail sur la Palée, nous proposant de les compléter par l'étude d'autres genres de poissons dans les monographies suivantes de cet ouvrage.

Parlons d'abord de la *succession génétique* des différentes parties constitutives des cellules.

Le *nucléolule*, comme on l'a vu plus haut, constitue, d'après MM. Schleiden et Schwann, la base des cellules. Il est formé de l'agglomération immédiate des molécules du cytoblastème et représente le centre autour duquel se développe le cytoblaste et après celui-ci la cellule. Mais pour que cette explication fût exacte, il faudrait que l'on trouvât quelque part, surtout là où de nouvelles cellules se forment dans le cytoblastème, des nucléolules libres, et, à plus forte raison, devrait-on en rencontrer dans les jeunes cellules de formation récente. Or, je n'ai pas tardé à me convaincre, à la suite de recherches minutieuses, que le nucléolule n'est qu'une formation secondaire, qui n'apparaît que dans un très-petit nombre de cellules, ordinairement lorsque celles-ci ont atteint tout leur développement.

(*) Loc. cit.

(**) Dans « Lehrbuch der Physiologie von R. Wagner, p. 86; et dans les Archives de Muller, année 1840, p. 194 » : Zur Entwicklung des Muskel-Blutgefäss und Nervensystemes.

(***) Untersuchungen uber die Entwickelungsgeschichte der Geburtshelferkröte, Alytes obstetricans. Soleure, 1841.

et qu'il manque dans la plupart des cellules embryonaires. Les seules cellules de l'embryon du poisson dans lesquelles j'ai réussi à découvrir des nucléolules, sont les cellules de la membrane épidermoïdale, à une certaine époque, au commencement du développement embryologique, les cellules de l'intestin au commencement de la formation de ce dernier, et quelquefois les cellules du piment noir. Or, je me suis assuré de la manière la plus positive que, dans toutes ces cellules, le nucléolule n'est jamais formé en premier lieu; il n'apparaît au contraire qu'à une époque reculée de la cellule, et je vis en particulier que, dans la couche épithélienne du germe, il n'y avait que les cellules les plus anciennes et les plus extérieures qui eussent des nucléolules, tandis qu'il n'y en avait point dans les couches intérieures plus jeunes. Or il est démontré par là que, chez les poissons au moins, le nucléolule n'est nullement en rapport avec la naissance des cellules. Aussi, en examinant les preuves citées par M. Schwann à l'appui de son opinion, on trouve qu'elles se résument à une seule observation faite sur le cartilage, et encore faut-il remarquer que M. Schwann lui-même nous la présente comme très-douteuse. Je crois en effet avoir démontré dans mes recherches sur les cartilages du crapaud accoucheur, que cette opinion est probablement erronée et que l'on aura pris une ancienne cavité cellulaire presque fermée ou un noyau à peu près résorbé d'une ancienne cellule pour le nucléolule d'une cellule naissante. Il me paraît dès lors hors de doute, d'après les observations qu'on possède maintenant, que le nucléolule, loin d'être le rudiment primitif de la cellule, n'est au contraire qu'une formation résultant de l'une des dernières métamorphoses que subissent les cellules.

Les *noyaux* sont beaucoup plus fréquens dans les cellules élémentaires des poissons que les nucléolules. On en rencontre

dans la grande majorité des cellules embryonaires, entre autres dans les cellules pimentées, dans les cellules cordales, dans les cellules épithéliennes et autres, tantôt à une époque, tantôt à une autre ; et ce simple fait de leur présence presque générale nous indique suffisamment leur importance pour la vie cellulaire. Leur forme extérieure et leur composition diffèrent d'une manière assez frappante dans les divers tissus du poisson : cependant ils se distinguent généralement de ceux des autres animaux par leur petitesse et leur transparence. Dans la plupart des cellules de la Palée, le noyau est lisse et lenticulaire ; ce n'est que rarement qu'il montre une teinte grisâtre, et le plus souvent il est semi-transparent, ensorte que l'on croirait fréquemment qu'il n'est composé, comme les cellules elles-mêmes, que d'une membrane délicate et vésiculaire, renfermant un liquide transparent dans son intérieur.

Quant à la question de la préexistence du noyau, on peut inférer de la plupart des tissus de l'embryon qu'il n'existe rien de semblable dans le poisson ; je n'ai du moins jamais rencontré une trace de noyau dans les cellules du germe, lors de leur première apparition ; c'étaient de simples vésicules, petites, transparentes, composées d'une seule enveloppe mince, renfermant un liquide transparent. On ne découvrait les rudimens du noyau qu'après quelques jours, d'abord dans les cellules de la couche la plus extérieure ; ces noyaux continuaient à s'accroître sans interruption jusqu'à l'apparition des nucléolules dans leur intérieur, tandis que les cellules des couches intérieures du germe ne montraient que de petits noyaux ou bien en étaient complètement dépourvues : plus les cellules grandissaient et plus les noyaux se développaient.

A ceux qui voudraient prétexter la petitesse de ces noyaux dans les cellules embryonaires, pour soutenir qu'ils existent dès l'origine, je citerai les cellules de la corde dorsale qui sont

assez grandes et transparentes dès l'origine pour permettre de distinguer toutes les modifications qui se passent dans leur intérieur. Or, les noyaux n'apparaissent ici que fort tard, et pendant longtemps il n'en existe aucune trace. Les cellules sanguines et les cellules cartilagineuses de la base du crâne démontrent également, quoique d'une manière moins précise, que les noyaux, loin de contribuer à leur formation, n'en sont au contraire que des produits très-tardifs. Ces faits divers ne pouvaient manquer d'exciter en moi des doutes sur la théorie de M. Schwann, et je finis par reconnaître qu'elle ne reposait que sur quelques faits peu nombreux et pour la plupart susceptibles d'une autre interprétation. Dans la crainte que les recherches que j'avais faites sur les poissons fussent insuffisantes pour me faire connaître l'état réel des choses, je dirigeai mon attention sur les batraciens, et je trouvai dans ces animaux, dont les cellules embryonaires, grandes et solides, sont très-appropriées à des recherches embryologiques, la confirmation pleine et entière de mes prévisions, savoir : qu'il n'existe pas une loi générale applicable à la naissance des cellules et au rôle que joue le noyau dans cette formation, mais que, suivant les tissus, la formation des noyaux est plus ou moins précoce.

Les *cellules* elles-mêmes enfin offrent les formes et les modifications les plus variées dans l'embryon du poisson, et l'on ne saurait douter qu'elles ne constituent la base de tous les tissus. Elles sont en général très-petites, plus petites que chez tous les autres animaux, très-transparentes et claires ; aussi ne contiennent-elles que rarement de la substance alimentaire grenue et solide, mais ordinairement un liquide plus ou moins gélatineux. Il existe à cet égard des différences très-marquées entre les poissons et les batraciens, qui pourtant se rapprochent de ces derniers par leurs caractères zoologiques. Les œufs et

les embryons des batraciens sont tellement remplis de grandes cellules renfermant une substance alimentaire foncée et grenue, qu'ils en deviennent opaques.

Les cellules embryonaires des poissons sont très-sensibles aux influences et aux réactifs extérieurs, et il n'y en a que très-peu, entre autres les cellules cartilagineuses et cordales, qui fassent exception à la règle. L'eau dissout très-vite les cellules embryonaires et ne laisse qu'une substance uniformément granulaire; aussi, lorsque je voulais étudier l'intérieur des cellules, avais-je toujours soin de préserver l'embryon du contact de l'eau avant d'ouvrir l'œuf. Je l'examinais ordinairement dans le liquide même du vitellus, après avoir ouvert le sac vitellaire, car ce liquide n'exerce aucune influence sur les cellules embryonaires. Les membranes délicates et transparentes et les noyaux un peu plus solides des cellules ne subissent non plus aucune altération; tandis que si on les met en contact avec d'autres liquides, ils se figent comme le liquide vitellaire et rendent par là toute observation ultérieure impossible.

Voici ce que j'ai observé à l'égard de la formation primitive des cellules :

1° *Chaque cellule naît isolément*, sous la forme d'une très-petite vésicule, qui se développe et grandit insensiblement. Les poissons nous fournissent des exemples très-frappans de ce développement, particulièrement dans les cellules de la corde dorsale, dont nous avons décrit la formation au chap. VII. Une particularité qui frappe surtout dans ces cellules, c'est qu'elles se développent librement dans un cytoblasteme homogène, qui n'est pas enfermé dans des parois cellulaires, tandis que les autres cellules de l'embryon, dans lesquelles on retrouve le même mode de formation, sont au contraire enfermées dans une cellule-mère, par exemple les taches germinatives avant la fécondation (chap. I) et les cellules secondaires de piment brun (chap. VIII).

Ces dernières offrent encore un intérêt tout particulier, en ce qu'une partie des granules nutritives dont elles sont remplies, se transforme en cellules, tandis que l'autre partie est résorbée aux dépens des cellules secondaires en voie de formation. Mais un caractère commun à toutes ces cellules, c'est que, quel que soit leur cytoblastème, elles naissent librement et sans l'intervention d'un noyau ou d'un autre centre de formation; l'enveloppe cellulaire se développant spontanément par l'effet de sa force vitale propre. Ce mode de formation des cellules, s'il n'est pas le seul, prédomine au moins dans les cellules des poissons.

2° *Chaque cellule se forme autour d'un centre donné.* Ici il faut cependant tenir compte de plusieurs modifications dépendant de la nature de la substance qui sert de centre; car il existe à cet égard une foule de variations: les poissons seuls ne m'en ont offert jusqu'ici aucun exemple bien caractérisé. Voici quelles sont les plus importantes de ces modifications.

Le *noyau* ou cytoblaste forme le centre de la cellule. A cet égard, je ne pense pas qu'il soit bien important de rechercher si le noyau existe antérieurement et s'entoure plus tard d'une cellule qui s'élargit graduellement, comme le veut M. Schwann, ou bien s'il naît simultanément avec la cellule dans le cytoblastème, ensorte qu'une partie des molécules, par un mouvement centripète, contribueraient à la formation du noyau solide, tandis que les autres se réuniraient en une membrane celluleuse, séparées du noyau par un liquide, le contenu cellulaire. On pourrait peut-être ranger dans cette catégorie les cellules de l'intestin de la Palée et les cellules cartilagineuses secondaires des batraciens.

Dans d'autres cas, le *cytoblastème* sert lui-même de centre, et la cellule en naissant englobe une partie de ce dernier, qu'elle transforme en contenu cellulaire. Les batraciens nous

offrent un exemple très-remarquable de ce mode de formation dans les cellules centrales de leur vitellus. Le liquide vitellaire des œufs de ces animaux est rempli d'une quantité de petites paillettes carrées, opaques, à angles émoussés, qui probablement sont des concrétions de stéarine. Or, après la fécondation, on voit apparaître dans ce liquide vitellaire des cellules complétement remplies de ces paillettes de stéarine et dont il est facile de poursuivre le développement. On remarque d'abord des bandes ombragées, représentant les membranes celluleuses encore imparfaitement organisées, et qui pénètrent toutes dans la masse vitellaire. Ces bandes sont remplacées plus tard par des parois celluleuses solides qui renferment une certaine quantité de ces paillettes.

Enfin, il existe un dernier mode de formation; c'est lorsque une *cellule organisée* devient le centre d'une formation cellulaire. Une seconde membrane celluleuse se dépose alors autour de la première et l'enferme dans son intérieur. Quoiqu'on ne possède point encore d'observations bien précises sur ce mode de formation, il y a cependant lieu de croire que l'œuf non fécondé rentre dans cette catégorie; car il est probable que la membrane de la vessie germinative se forme la première pour s'entourer plus tard d'une seconde membrane cellulaire, la membrane vitellaire. La cellule intérieure n'en continue pas moins à se développer, ainsi que cela résulte du développement de l'œuf non fécondé que nous avons exposé dans le chapitre I. Il semblerait aussi, d'après M. Valentin, que les cellules ganglionaires du cerveau et celles des ganglions nerveux rentrent dans cette catégorie.

On peut voir, par cette simple énumération de quelques-uns des cas observés jusqu'ici, combien les cellules animales diffèrent entre elles par leur mode de développement, et combien l'on aurait tort, par conséquent de vouloir juger toute une série

de phénomènes d'après ce que l'on peut avoir observé dans un cas spécial. L'observation directe doit seule décider du mode de formation des cellules dans chaque type particulier du règne animal, de même que la formation, le développement et les métamorphoses des tissus de l'animal adulte ont besoin d'être étudiés en détail, si l'on veut s'en rendre un compte exact.

La signification du mot cellule est, par conséquent, d'après ce qui vient d'être dit, bien moins restreinte qu'on ne pourrait le supposer. On ne comprend pas seulement par là des tissus vésiculeux formés d'une membrane entourant un contenu de nature diverse et, dans l'origine au moins, un noyau, mais encore tous les corps vésiculaires entourés d'une membrane, sans égard pour leur contenu, qu'il soit gazeux, liquide ou solide. Chaque cellule représente en quelque sorte un organisme à part, et tout en étant assujetties à un développement conforme au plan général et aux tendances particulières de l'organisme dont elles ressortent, elles suivent cependant chacune une tendance particulière, et ne perdent leur indépendance respective qu'en perdant leur nature de cellule par suite des métamorphoses qu'elles subissent.

Pour mieux faire comprendre la valeur de ces métamorphoses, je les ai divisées en deux catégories, l'une relative à l'enveloppe extérieure des cellules, l'autre aux noyaux; tout en faisant remarquer que cette division n'est qu'artificielle et ne paraît nullement fondée dans la nature. Il semble, au contraire, que leurs métamorphoses sont simultanées; car elles s'entraînent et se pénètrent mutuellement. La division que je propose n'a donc d'autre but que de donner une idée plus claire de ce développement en traitant séparément ces différentes parties.

Développement de l'enveloppe cellulaire. Cette enveloppe est extrêmement mince, délicate et fine dans toutes les cellules

naissantes, et de plus extraordinairement sensible aux influences mécaniques et chimiques, qui la détruisent en un instant. En revanche, elle acquiert de la solidité et résiste mieux aux influences du dehors toutes les fois que les cellules se sont réunies en tissus, comme cela a lieu dans les différentes formations épithéliennes, dans la membrane celluleuse, dans la corde dorsale et dans la couche de piment noir, que ces cellules soient réparties isolément, comme celle du piment, ou juxtaposées de maniere a former des membranes, comme dans les épithélium, ou enfin agglomérées, comme dans la corde dorsale. L'agglomération des cellules n'entraine aucun changement ni dans la structure, ni dans la composition de ces enveloppes; mais leur forme, primitivement globuleuse, subit des changemens divers, suivant leur position. Les cellules isolées de piment poussent de tous côtés des pointes et des processus qui se ramifient souvent de la maniere la plus variée, et entrent aussi quelquefois en contact entre elles. Reste à savoir si, dans ce cas, les cavites de ces cellules confluent aussi par résorption des cloisons.

Les cellules groupées en membranes affectent en général une forme aplatie plus ou moins hexagonale. Dans les couches les plus récentes, ces cellules sont vésiculaires ou globuleuses, et reprennent en général, par l'effet de leur élasticité, leur forme globuleuse lorsqu'on les isole; tandis que dans les couches anciennes, qui se trouvent a la surface de la membrane, elles sont ordinairement si plates et leurs parois se sont soudées de telle sorte, qu'il n'existe plus aucune cavité entre elles et qu'elles ne forment que des paillettes plates. Ce sont de pareilles cellules épithéliennes anciennes que l'on retrouve, rabougries et déformées par la pression, dans la plupart des sécrétions du corps. La plus grande partie des organes sécreteurs, ou, pour mieux dire, tous sont tapissés a leur face intérieure de

cellules épithéliennes qui se réorganisent sans cesse et dont les couches supérieures sont soumises à une déjection continuelle qui les fait tomber dans les liquides sécrétés, avec lesquels elles sont entraînées. Le plus souvent, les noyaux se maintiennent dans ces épithélium jusqu'aux époques les plus reculées; dans quelques-uns cependant, par exemple dans les cellules de la membrane épidermoïdale de l'embryon de la Palée, ils ne persistent que peu de temps et disparaissent par l'effet de la résorption. On n'aperçoit ordinairement aucune trace de substance intercellulaire entre les parois des cellules; celles-ci se touchent au contraire immédiatement par leurs parois, qui ont l'air de se confondre; mais lorsqu'on vient à déchirer une couche pareille, on s'assure bientôt que chaque cellule a ses parois particulières. Ce serait un sujet digne d'étude de rechercher de quelle manière ces cellules épithéliennes adhèrent entre elles; car il est impossible que la grande cohérence de plusieurs de ces membranes soit l'effet de la simple juxtaposition. D'un autre côté, la substance intercellulaire est si exiguë qu'elle ne saurait déterminer une forte adhérence. Il existe quelque chose de semblable dans les cellules agglomérées en amas de la corde dorsale. Il est vrai que, dans les animaux supérieurs, cet organe entre tout-à-fait dans la catégorie des organes embryonaires; mais les poissons en conservent toujours quelques traces, faibles, il est vrai, dans les cavités coniques de leurs vertèbres, et la substance gélatineuse qui remplit ces cônes se montre composée, dans les poissons adultes, des mêmes cellules que dans les embryons. La substance intercellulaire est en général plus abondante dans la corde que dans les membranes et s'aperçoit surtout bien aux angles des cellules. Malgré cela, les cellules sont ici moins adhérentes que dans les couches horizontales. Il n'existe de noyau que dans les cellules adultes de la corde; encore sont-ils à peine granuleux, d'une

teinte très-claire et transparente. On ne remarque pas que l'enveloppe celluleuse devienne plus solide avec l'âge : sa consistance est à peine supérieure à celle du contenu gélatineux et transparent qu'elle entoure.

Les épithélium et la corde dorsale sont les seuls tissus dans lesquels les cellules conservent leur forme primitive, même dans le poisson adulte, sans modifier leurs parois. Les *cellules vibratiles*, qui, depuis leur découverte par MM. Valentin et Purkinje, ont été reconnues dans presque toutes les classes d'animaux, offrent une modification particulière et partielle de l'enveloppe cellulaire. On sait que les cils qui occasionnent les mouvemens vibratiles, sont des appendices très-fins et délicats, placés à la face extérieure des cellules vibratiles, qui, comme tous les autres épithélium, forment une couche membraneuse, partout où elles se rencontrent. Reste à savoir si les cils naissent par scission de la paroi cellulaire qui se divise et forme des processus particuliers qui deviennent ensuite mobiles, ou bien si ce sont des produits particuliers de la membrane cellulaire, qui reste entière. Quand on fait abstraction des cils, les cellules vibratiles se comportent absolument comme les autres cellules épithéliennes : elles se réunissent, comme ces dernières, en couches membraneuses et montrent des parois distinctes renfermant des noyaux. Chez les poissons, on les retrouve dans l'intérieur des cavités cérébrales, sur les plis de la couche muqueuse du nez, dans les canaux déférens des testicules et dans les oviductes ; et lorsque l'oviducte manque, comme dans les Salmones en général, on trouve un epithélium vibratile sur toute la surface intérieure du péritoine et de ses duplicatures. Il existe peut-être aussi, pendant les premiers temps du développement embryonique, des cils vibratiles à la surface extérieure de la membrane épidermoïdale ; mais ils ne peuvent en tout cas être que très-fins et de courte durée, et

peut-être aussi sont-ils trop peu développés pour pouvoir déterminer des rotations du vitellus, telles qu'on en rencontre chez beaucoup d'autres animaux, où elles sont dues à la présence de cellules vibratiles sur la surface du globe vitellaire. Au reste, les cellules vibratiles des poissons se distinguent de celles des autres animaux par les mêmes caractères qui distinguent aussi leurs cellules embryonaires : elles sont très-petites, délicates et pour la plupart rondes, tandis que les cellules vibratiles des animaux supérieurs sont parfois cylindriques ou représentent un cône élevé et pointu, dont la pointe est tournée en dedans, et la base, munie de cils vitabriles, en dehors.

Il est plus ordinaire de rencontrer des parois cellulaires transformées par suite de dépôts à leur face intérieure, que d'en trouver d'intactes. Les fibres musculaires en particulier se composent de membranes celluleuses, transformées par une déposition partielle à la face interne. Dans les plantes, ces dépôts intérieurs, qui sont connus sous le nom de lignification, sont en général soumis à des lois déterminées, qui font que les couches lignifiées paraissent déposées en spirale. Les animaux ne montrent pas une disposition aussi régulière des couches intérieures, et il existe ici, à ce qu'il paraît, des rapports numériques bien plus compliqués. Voici comment se forme, d'après M. Valentin, la fibre musculaire des mammifères (*). L'on aperçoit d'abord, comme dans tous les autres tissus, des cellules embryonaires à noyau simple et à contenu grenu : plus tard, ces cellules se rangent en série et s'allongent de manière à former des fibres noueuses, qui ressemblent assez à des tiges de conferves articulées. On voit alors apparaître à la face interne de ces fibres qui sont encore divisées par les cloisons des parois cellulaires, de fines bandes transparentes qui

(*) Archives de Muller, année 1840, pag. 94 et suiv.

suivent toutes une direction longitudinale. Dans l'origine, on distingue, pendant la déposition de ces bandes, un noyau dans chaque cellule isolée. Mais peu à peu le noyau devient de plus en plus clair et transparent; le contenu grenu de la cellule disparaît; les cloisons sont résorbées, et, à la fin, il ne reste qu'un long tube creux rempli de fins fils longitudinaux, transparens et réunis en un faisceau par l'enveloppe celluleuse qui les entoure. Cette membrane extérieure et les fils musculaires qu'elle renferme, persistent pendant toute la vie, aussi longtemps qu'il y a une fibre musculaire. Les stries transversales des muscles volontaires, qui sont, à ce qu'il paraît, des rides de l'enveloppe extérieure, forment la dernière phase de ce développement de la fibre musculaire; il serait difficile de dire à quelle circonstance particulière il faut les attribuer. Je n'ai pas eu l'occasion de vérifier en détail toutes ces observations; mais le peu de faits que j'ai recueillis, confirment pleinement l'explication de M. Valentin, et je n'en ai jamais rencontré un seul qui lui fût contraire.

Les fibres primitives des nerfs offrent un développement analogue. Les cellules embryonaires se réunissent en séries longitudinales qui se transforment en cylindres creux par suite de la résorption des cloisons. On n'a cependant pas encore démontré comment le dépôt s'effectue à la face interne de ces cloisons. En tout cas, il ne s'y forme pas des fils, comme dans les fibres musculaires. Ce sont plutôt des bandes entrecroisées, comme celles qu'on rencontre souvent dans les cellules lignifiées des plantes. Quoi qu'il en soit, il est maintenant constaté que le tube cylindrique, qui constitue la fibrile primitive des nerfs chez les animaux adultes, n'est pas composé de simples parois cellulaires soudées ensemble.

L'enveloppe des cellules est encore moins indépendante dans les tissus solides du corps, tels que les cartilages et les os; et

l'on pourrait même supposer qu'elle disparaît complètement, si sa substance n'était en partie employée à la formation du tissu, tandis que sa cavité persiste. Nous avons exposé plus haut (chap. VII) les fonctions de l'enveloppe cellulaire dans la formation des cartilages, et montré qu'elle disparaît en se confondant extérieurement avec la substance intercellulaire, tandis qu'un dépôt solide se forme à sa face interne. Il arrive ainsi un moment où la substance intercellulaire, l'enveloppe de la cellule et le dépôt intérieur ne forment qu'une seule masse homogène. Les dépôts intérieurs sont tout-à-fait analogues aux couches continues de lignification que l'on rencontre dans les cellules des plantes et, de même que dans ces dernières, il arrive souvent que le contenu liquide de la cellule est absorbé dans le cours du développement des dépôts et qu'il ne reste qu'un contenu gazeux. D'autres fois, on y rencontre un contenu liquide ou graisseux, dans lequel flottent les grands noyaux, qui ne sont que rarement résorbés.

Cette manière d'être des cellules cartilagineuses nous conduit ainsi à examiner la seconde série de métamorphoses que subit la cellule, et qui entraîne la disparition complète de l'enveloppe cellulaire.

Il arrive souvent que des cellules, après avoir existé pendant un certain temps, se dissolvent insensiblement et finissent par disparaître sans laisser aucune trace de leur présence ; le noyau, le contenu et la paroi, tout se transforme en une masse homogène, dans laquelle naissent de nouveau d'autres cellules, et que nous croyons pouvoir désigner, à juste titre, sous le nom de *cytoblastème secondaire*. Cette transformation des cellules en cytoblastème secondaire est commune, à ce qu'il paraît, à toutes les cellules embryonaires primitives, qui sont employées à former des organes. Ce ne sont nullement les cellules primitives qui se transforment immédiatement en d'autres cellules,

telles que la composition du tissu de l'organe les exige ; mais il y a réellement anéantissement et régénération ; car les cellules primitives, après avoir occupé pendant un certain temps la place d'un organe naissant, se fondent en un cytoblastème secondaire duquel naissent les cellules du nouveau tissu. Il arrive aussi que, dans certains tissus, ces cellules nouvelles disparaissent à leur tour, pour donner naissance à une troisième génération, et il y a ainsi certains organes, à la formation desquels plusieurs générations de cellules ont contribué. Toutes sont nées dans des cytoblastèmes secondaires formés de la fusion de la génération précédente.

Cette formation des cytoblastèmes secondaires est en quelque sorte un pas rétrograde, puisque des tissus cellulaires se transforment de nouveau en une masse homogène, en un nouveau cytoblastème, et ces transformations successives semblent principalement avoir lieu dans les organes dont les tissus, à cause de leur solidité, ne sont pas aptes à subir des changemens de forme considérables, tels que les os et les cartilages.

Une autre cause de la disparition de l'enveloppe cellulaire, c'est, si je puis m'exprimer ainsi, la vie exubérante de la cellule. Il arrive quelquefois que de jeunes cellules se forment au nombre de trois à quatre dans l'intérieur d'une cellule-mère ; l'enveloppe de celle-ci devient alors trop étroite et est insensiblement résorbée, en même temps que les jeunes cellules s'en échappent pour se développer librement. Cette génération de nouvelles cellules qui entraîne la ruine des anciennes, paraît être très-fréquente dans les plantes ; M. Schleiden prétend même qu'il n'existe pas d'autre mode de formation dans les Phanérogames et que toutes les nouvelles cellules qui naissent dans le tissu végétal se développent dans l'intérieur d'anciennes cellules et nullement dans la substance intercellulaire. Dans les animaux, au contraire, ce mode de génération des cellules et

la résorption de la cellule-mère qui en résulte, sont bien moins fréquens; la plupart des cellules naissent, au contraire, dans les cytoblastèmes secondaires. Cependant, l'on pourrait peut-être, à bon droit, ranger dans cette catégorie la formation de l'embryon lui-même, et citer comme exemple toute la série de développement que subit l'œuf à partir de la fécondation. L'œuf non fécondé représente, en effet, une cellule dont la membrane vitellaire est l'enveloppe. Outre le contenu vitellaire, qui, dans l'origine, est sans cellules chez tous les animaux et qui continue même à l'être pendant toute la vie embryonaire chez un grand nombre, entre autres chez la Palée, l'œuf contient toujours une seconde cellule, la vessie germinative avec les taches germinatives, dont on ne saurait non plus mettre en doute la nature cellulaire, de sorte qu'il y a réellement ici une triple superposition des cellules. Or, dès qu'après la fécondation, les taches germinatives se transforment en cellules embryonaires, la vessie germinative qui les enveloppait disparaît sans laisser de vestige. En même temps, les cellules embryonaires s'étendent et finissent par envahir tout le vitellus, en formant autour de lui une enveloppe composée de cellules épidermoïdales, que nous avons appelée la couche celluleuse : alors aussi disparaît l'enveloppe primitive de l'œuf; la membrane vitellaire et les nouvelles cellules qui constituent l'embryon finissent par absorber le reste de l'œuf primitif ou du vitellus. A part ce mode de développement de l'œuf, que l'on retrouve partout dans le règne animal, la formation de nouvelles cellules dans les cellules-mères n'a lieu que très-rarement; elle n'a été observée jusqu'ici que dans la corde dorsale et dans les tissus cartilagineux, et même ces derniers ne montrent que très-peu de cellules-mères renfermant de jeunes cellules. Mais ici encore les jeunes cellules naissent isolément sans noyaux préalables et n'acquièrent qu'insensiblement quelque ressemblance avec les cellules-mères, à mesure

qu'il se forme des noyaux dans leur intérieur. M. Schwann lui-même, le champion de la théorie de Schleiden appliquée aux animaux, convient qu'il n'a jamais pu apercevoir dans les jeunes cellules de la corde des noyaux enfermés dans les cellules-mères. Dans les cartilages, l'enveloppe cellulaire disparaît par l'effet du développement des nouvelles cellules et se confond avec la substance intercellulaire en une masse homogène. Quant à la disparition de l'enveloppe cellulaire par suite de l'accroissement du noyau, nous en parlerons en traitant des métamorphoses de ce dernier.

La disparition complète de l'enveloppe cellulaire est enfin déterminée par la formation des tissus fibreux du corps, tels que les fibres tendineuses et élastiques et le tissu conjonctif. D'après les observations de M. Schwann, on voit d'abord apparaître des cellules simples et rondes, pourvues d'un noyau distinct. Ces cellules s'allongent suivant deux directions, à partir du noyau, de manière qu'elles deviennent plus ou moins fusiformes; les extrémités de ces prolongemens se divisent en filets, ce qui n'empêche pas que le noyau ne continue à s'accroître. Cependant, les divisions des extrémités empiètent toujours plus sur le corps de la cellule, jusqu'à ce qu'à la fin celle-ci soit remplacée par un faisceau de fibres sur lequel repose le noyau, d'après M. Schwann. Ce noyau est lui-même bientôt résorbé, ou bien, d'après M. Henle, il se combine avec les autres noyaux, au moyen de processus, et la fibre grossière et épaisse qui résulte de ces noyaux et qui est très-différente des véritables fibres formées par les cellules, reste accolée au faisceau de ces dernières, en suivant la même direction longitudinale, ou bien en entourant le faisceau en spirale. Il est à regretter que l'on n'ait pas encore fait jusqu'ici des recherches particulières sur le mode de formation des fibres en général et sur leurs rapports avec les parois cellulaires primitives. Les

rudimens des fibres se déposent-ils à la face intérieure des cellules alignées à la manière des muscles, tandis que les cloisons disparaissent, ou bien se forment-ils par division de la paroi cellulaire ou même par déposition d'une substance intercellulaire à la surface extérieure de l'enveloppe des cellules? C'est ce qu'il nous est impossible de déterminer. En tout cas, il doit être très-difficile, vu l'extrême délicatesse des fibres, de dire quel est le mode de formation que la nature suit dans ce cas. En attendant, il paraît suffisamment démontré par l'observation, que des cellules placées en séries réunies par leurs extrémités effilées, et gonflées à l'endroit des noyaux, de manière à former des fils noueux, remplacent, dans l'origine, les faisceaux fibreux, et que les enveloppes des cellules élémentaires disparaissent insensiblement pendant le développement des fibres qui constituent les tissus fibreux.

Métamorphoses du noyau. Ces métamorphoses sont bien moins variées que celles des cellules, mais cependant assez essentielles pour devoir être prises en considération dans la formation des tissus.

Le noyau se maintient pendant toute la vie dans la plupart des tissus dans lesquels les cellules persistent comme telles; c'est aussi pour cela qu'on ne le cherche pas en vain dans la corde dorsale et dans les épithélium développés. Il joue ici le même rôle pendant toute la vie, et sa destinée paraît être intimement unie à celle de la cellule : tantôt il s'abâtardit avec elle (dans les épithélium) et se retrouve alors fané et difforme dans les lambeaux épithéliens rejetés; tantôt il est résorbé avec elle et disparaît alors de la même manière que les cellules (dans la corde dorsale). Dans ce second cas, le noyau joue donc un rôle essentiellement passif, et, comme il ne contribue pas à la formation des cellules et qu'il ne se modifie en quoi que ce soit dans

son développement, il est tout-à-fait impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de dire à quoi il sert.

Dans d'autres tissus, le noyau n'est pas aussi passif, mais il prend une part très-active à la vie cellulaire. Il survit alors à la cellule, et lorsque l'enveloppe de cette dernière a disparu, il devient lui-même cellule et se maintient sous cette forme jusqu'à sa disparition. Cette *transformation du noyau en cellule* acquiert sa plus grande importance dans la formation embryonaire du sang, que nous avons décrite au chap. X. M. Valentin avait déjà cherché à prouver par d'autres considérations, que les corpuscules sanguins ne doivent pas être envisagés comme des cellules, mais bien plutôt comme des noyaux flottant librement dans le liquide sanguin, et il appuyait essentiellement cette opinion sur l'indifférence de ces corpuscules pour l'acide acétique. Mes propres observations sur la Palée et sur le crapaud accoucheur ne m'ont laissé aucun doute sur l'exactitude de cette manière de voir, bien que la distinction que l'on fait ici entre la cellule et le noyau me paraisse bien moins importante ; car, à mes yeux, le noyau n'est qu'une cellule retardée dans son développement, mais capable de reprendre le dessus et de devenir une véritable cellule. Nous ignorons au reste complètement la manière dont s'opère la formation du sang dans l'adulte, de quelle manière les corpuscules sanguins prennent part à la nutrition et quel cycle de métamorphoses ils parcourent en général pendant leur vie ; dans l'embryon lui-même, nous ne connaissons que l'origine du sang, mais non pas la manière dont il participe à la nutrition et se régénère continuellement. Le mouvement continuel du sang et les variations qu'il subit dans son cours font qu'il est presque impossible de suivre les différens corpuscules et leur destination. Je ne saurais non plus dire si les premiers corpuscules détachés de la couche hématogène du vitellus et qui entrent dans la circulation, sous la forme

de cellules entières, pour perdre plus tard leur enveloppe tout en continuant à circuler à l'état de noyau, si, dis-je, ces premières cellules sont persistantes ou bien si elles disparaissent aussi vite que les cellules qui proviennent d'autres tissus et sont entraînées dans le courant du sang, lors de la formation des vaisseaux sanguins.

La formation du sang nous fournit ainsi un exemple de la manière dont un noyau continue à exister après sa sortie de la cellule primitive. Il y a aussi des cas où les noyaux, après s'être affranchis de l'enveloppe cellulaire, s'en forment une nouvelle dans le cours de leur développement, ensorte que leur affranchissement n'est que de courte durée. Je n'ai point eu l'occasion d'observer ce mode de développement dans les poissons, mais bien dans les batraciens, chez lesquels il forme la base des cellules embryonaires. Les nombreuses taches germinatives se comportent ici, bien qu'on ne puisse nier leur nature cellulaire, comme de véritables noyaux vis-à-vis de la vessie germinative. Lorsque cette dernière disparaît, ces taches se dispersent dans la masse vitellaire sous la forme de petites vésicules rondes et blanches; mais ces vésicules ne demeurent pas longtemps libres; il se forme autour de chacune d'elles une enveloppe qui n'embrasse pas seulement le noyau de la cellule, mais en outre une masse considérable de substance vitellaire, et forme ainsi une cellule embryonaire, dont la tache germinative est maintenant le noyau. Une fois entré dans cette nouvelle combinaison, le sort du noyau est lié à celui de la cellule embryonaire; il vit et meurt avec elle. Les cellules embryonaires de la Palée, ainsi que nous l'avons fait remarquer au chap. Ier, se développent d'une autre manière. Le vitellus ne prend aucune part directe à leur formation; mais les taches germinatives deviennent elles-mêmes des cellules et non pas des noyaux de nouvelles cellules embryonaires.

Les noyaux *disparaissent par résorption* dans la plupart des tissus. On les voit perdre peu à peu leur apparence grenue et leur teinte opaque et grisâtre ; ils deviennent de plus en plus transparens, sans précisément diminuer de volume ; enfin leurs contours s'effacent insensiblement, et il n'est plus possible de les distinguer des parties environnantes.

Dans quelques tissus, les noyaux se forment à la manière des cellules et subissent absolument les mêmes modifications. Jusqu'ici on n'a accordé que peu d'attention à ces métamorphoses des noyaux, parce qu'on supposait que les noyaux n'avaient d'autre destination que d'être résorbés, et l'on s'est appliqué exclusivement à l'étude des cellules elles-mêmes. Mais il est à présumer qu'à l'avenir et une fois que l'éveil aura été donné, on découvrira plus d'un rapport entre ces noyaux et le développement des tissus. M. Henle est jusqu'à présent le seul anatomiste qui ait fait des observations de ce genre ; il a trouvé que, dans la formation des tissus fibreux, et en particulier des faisceaux du tissu conjonctif, les noyaux ne disparaissent pas par résorption, comme M. Schwann l'avait prétendu, mais qu'ils s'allongent de deux côtés comme les cellules (*) ; qu'enfin les prolongemens se réunissent et forment une fibre opaque et épaisse relativement aux véritables fibres conjonctives et que cette fibre montre çà et là un petit renflement à la place des anciens noyaux. Suivant que les noyaux primitifs de ces fibres, qu'on pourrait appeler *fibres nucléaires*, sont superposés en ligne droite, lors de la formation des faisceaux conjonctifs, ou qu'ils alternent entre eux, les fibres nucléaires se correspondent en suivant les faisceaux conjonctifs dans leur direction longitudinale ou bien en les entourant en spirale.

(*) Allgemeine Anatomie. Tom. VI de la nouvelle édition du Manuel anatomique de Sömmering. Leipsik, 1841.

L'une des modifications les plus importantes que subissent les noyaux, c'est l'apparition d'une cavité dans leur intérieur et leur transformation graduelle en vraies cellules creuses. M. Schwann avait déjà été frappé de cette transformation dans les cellules cartilagineuses; et elle est ici en effet trop distincte pour qu'on puisse ne pas s'en apercevoir; mais l'anatomiste que nous citons n'avait pas cru pour cela pouvoir identifier ces noyaux avec des cellules. Plus tard, M. Barry (*), dans ses recherches sur le développement des mammifères, montra que les mêmes transformations avaient aussi lieu dans le développement des cellules de l'embryon du lapin; que les noyaux, d'apparence solide dans l'origine, devenaient creux, s'étendaient et finissaient par se transformer en cellules qui faisaient crever l'ancienne cellule et végétaient ensuite sous la forme de cellules particulières. Enfin j'ai observé moi-même ces mêmes transformations de la manière la plus distincte dans les cellules cartilagineuses des batraciens, mais non pas dans celles du poisson; car ici, la grande transparence des tissus, et surtout des noyaux, jointe à la petitesse des cellules cartilagineuses sont un grand obstacle à l'observation exacte. Dans les batraciens, au contraire, les contours des noyaux, à mesure que la cavité intérieure se forme, se consolident toujours plus, deviennent plus distincts et plus opaques, tandis que le milieu devient toujours plus transparent, jusqu'à ce qu'à la fin le noyau entier se transforme en une vessie à enveloppe solide, entourant une cavité intérieure, qui s'étend rapidement et envahit insensiblement toute la cavité de la cellule-mère, laquelle est déjà confondue avec la substance intercellulaire. Cette nouvelle cellule est au reste assujettie aux mêmes métamorphoses que la cellule-mère, son enveloppe, née de l'élar-

(*) Researches in embryology. Third series. Philosophical Transactions. 1840.

gissement du noyau, finit aussi par se confondre à son tour avec la substance intercellulaire.

Des transformations semblables ont lieu, d'après M. Mayer (*), dans les os. Cet observateur a cherché à prouver que les corpuscules des os, que l'on connaît sous la forme de petites cavités remplies de sels calcaires et envoyant des ramifications dans toutes les directions, sont des noyaux modifiés, qui, après être devenus creux, se remplissent de calcaire et se ramifient à la manière des cellules à piment noir. M. Henle (**), en revanche, s'appuyant presque sur les mêmes faits que ceux allégués par M. Mayer, envisage les corpuscules osseux comme des cavités cellulaires, et leurs ramifications comme des canaux poriques. S'il résultait d'observations ultérieures que l'explication de M. Mayer fût réellement fondée, elle serait la plus belle preuve en faveur de la nature cellulaire des noyaux.

Quelquefois cependant le noyau ne devient pas immédiatement creux, comme cela a lieu dans les cas que nous venons de signaler; mais l'on remarque dans son intérieur un ou plusieurs nucléolules qui affectent d'abord la forme de petites vessies, mais qui, à mesure qu'ils grandissent et se transforment en cellules, l'emportent sur le noyau lui-même qui disparaît dans ces entrefaites. Ces deux modes de transformation, bien que concordans dans leur résultat, qui est de placer une véritable cellule creuse à la place du noyau, diffèrent cependant en ce sens, que, dans le premier cas, le noyau devient lui-même une véritable cellule, tandis que, dans l'autre cas, tout en persistant dans l'état rudimentaire, il joue le rôle d'une véritable cellule-mère, puisqu'il donne naissance, dans

(*) Archives de Muller, 1841, pag. 210.

(**) Allgemeine Anatomie, pag. 835.

son intérieur, à de nouvelles cellules dont le développement amène sa disparition.

Il résulte de ces faits, ainsi que de la transformation des noyaux en fibres simples, dans le tissu conjonctif, et en cellules ramifiées dans les os, que le noyau ne saurait en aucun cas être un corps bien distinct de la cellule. Nous croyons qu'il est lui-même une cellule, retardée dans son développement par la cellule qui l'enveloppe. Par suite de circonstances particulières, ce développement avorté peut recouvrer son activité, et alors le noyau se comporte absolument comme toute autre cellule, et subit des modifications analogues. Ceci nous ramène de nouveau à l'opinion que nous avons émise plus haut, savoir, que chaque vésicule organique, entourée d'une membrane et renfermant une substance quelconque, doit être envisagée comme une cellule, et qu'à ce titre, elle jouit d'une vie particulière, qui ne dépend que d'une manière indirecte de l'ensemble de l'organisme animal.

Pour compléter l'esquisse rapide que nous avons donnée du développement des différens tissus, il nous reste à mentionner quelques organes que l'on a envisagés à tort comme le résultat de métamorphoses particulières des cellules, tandis qu'ils ne sont formés que par une certaine juxtaposition de ces mêmes cellules; je veux parler des vaisseaux capillaires et des canaux sécréteurs des glandes, qui ont les uns et les autres la même origine. M. Schwann ayant remarqué quelquefois, dans les parois des vaisseaux capillaires, des noyaux lisses et par ci par là des élargissemens et des rétrécissemens dans les vaisseaux capillaires, avait supposé qu'ils se formaient de cellules ramifiées latéralement comme les cellules de piment noir; que ces ramifications et ces prolongemens creux se réunissaient ensuite; que les cloisons transversales disparaissaient, comme dans les fibres musculaires, et qu'il en résultait ce système de

canaux ramifiés que l'on a appelé le réseau capillaire. La difficulté principale était de mettre ce réseau capillaire en rapport avec les vaisseaux plus grands auxquels on ne pouvait point, à cause de leur dimension, attribuer une origine semblable. Les observations que j'ai eu l'occasion de faire sur ce sujet et que j'ai rapportées au chap. X, m'ont conduit à une autre interprétation de la formation des vaisseaux capillaires et des vaisseaux en général, opinion qui se trouve aussi justifiée par la structure de ces mêmes vaisseaux dans l'animal adulte. Je crois que toutes les cavités et canaux appartenant au système sanguin et destinés à conduire le sang des cavités jusque dans les plus fins vaisseaux capillaires naissent de la même manière, par écartement des cellules agglomérées qui se disposent le long d'une cavité naissante, sous la forme d'une membrane épithélienne tapissant également toutes les cavités du système sanguin. Ainsi que nous l'avons indiqué ci-dessus, ces espaces creux, d'abord isolés, confluent peu-à-peu dans le cours du développement et forment ainsi, en se réunissant, les réseaux capillaires. Le développement des vaisseaux sanguins ne peut par conséquent pas être attribué à une transformation directe des cellules primitives, mais bien plutôt à une disposition particulière de ces mêmes cellules; et c'est de cette manière uniquement que s'explique la présence d'un épithélium continu, tapissant tous les canaux, depuis le cœur jusqu'au plus petit vaisseau capillaire. C'est encore de la même manière que naissent non seulement les canaux sécréteurs, mais encore les canaux des glandes en général. Ici ce ne sont pas non plus, comme nous l'avons fait remarquer plus haut, des cellules isolées qui se réunissent et en absorbant les cloisons, deviennent de fins canaux; mais ce sont bien plutôt les cellules qui, par leur arrangement, forment des espaces creux d'abord isolés, lesquels entrent insensiblement en communi-

cation et représentent ainsi un système de canaux ramifiés, ayant une origine semblable et tapissés d'une sorte d'épithélium, formé de cellules adjacentes.

Si nous comparons maintenant la composition de l'animal adulte avec celle de l'embryon, nous trouverons qu'il n'existe plus dans le premier qu'une faible partie des cellules primitives, mais que la masse principale du corps est composée de muscles, de nerfs, de peau et d'autres tissus qui sont, il est vrai, formés de cellules, mais dont on reconnait à peine l'origine, tant ces cellules sont modifiées. Il en résulte une différence essentielle dans le mode d'alimentation des différens tissus et de tout l'organisme; et nous sommes dès lors obligés d'admettre dans les cellules une vie particulière, qui fait qu'elles suffisent elles-mêmes à leur développement, et que les modifications qu'elles subissent, tout en étant subordonnées au plan général de la vie de l'animal, ont cependant un caractère particulier dans chaque cellule. L'enveloppe cellulaire a la faculté de s'approprier par endosmose, sans la coopération du sang ou de tout autre liquide alimentaire extérieur, certaines substances qui sont nécessaires à son développement et qu'elle emprunte aux cytoblastèmes et à la substance intercellulaire environnante; tandis qu'elle rejette par exosmose d'autres substances qui lui sont devenues inutiles. Chaque cellule représente par conséquent un petit organisme indépendant, qui s'assimile des substances étrangères, les élabore et rejette celles qui lui sont inutiles; et, sous ce rapport, l'embryon peut se comparer jusqu'à un certain point à un tronc de polype, dont chaque animal, tout en vivant de sa vie propre, est cependant incorporé au tronc commun qui lui imprime son cachet. Cette vie indépendante des cellules n'existe toutefois qu'aussi long-temps qu'elles n'ont pas subi de métamorphoses sensibles; on ne la retrouve dans le corps adulte que

dans les tissus formés par des cellules inaltérées. Ce n'est dès-lors plus un paradoxe que de prétendre que les tissus du corps adulte, formés de cellules non métamorphosées jouissent d'une vie en quelque sorte indépendante de la vie générale du corps; telles sont en effet les formations épithéliennes qui continuent encore à se développer un certain temps après la mort; tels sont aussi les cheveux et les ongles, qui croissent aussi long-temps que les cellules, qui existent dans leurs racines, et qui n'ont pas encore acquis leur développement final.

Il en est autrement des tissus résultant de la modification et de l'anéantissement des cellules primitives : ceux-là sont devenus incapables, par suite de cet anéantissement, de continuer leur vie propre; leur conservation, leur accroissement et leur alimentation rentrent dans les conditions générales de l'organisme; et comme ces tissus sont les plus nombreux, ils rendent par là même nécessaire, dans l'animal adulte, un principe d'alimentation général, qui leur apporte les substances convenables à leur conservation et à leur substitution, et prend celles qui sont devenues inutiles. Ce principe alimentaire, c'est le sang; et le fait qu'il est indispensable à l'animal adulte est précisément ce qui distingue ce dernier de l'embryon. Nous avons vu en effet qu'aussi long-temps que l'embryon ne se composait que de cellules encore intègres et en pleine vie, le sang ne formait qu'une partie très-subordonnée de l'organisme, et que tout en se développant en vue de l'avenir, il n'était encore d'aucune efficacité réelle pour la nutrition de l'embryon en général. Ceci résulte de la manière la plus évidente du fait rapporté ci-dessus, savoir que des embryons de Palée, élevés dans des cuvettes à fond noir, se trouvèrent être de beaucoup retardés, non seulement sous le rapport du développement des vaisseaux sanguins, mais encore sous le rapport de la formation du sang. Au premier abord, il paraît naturel

d'en conclure que cette absence du sang réagit sur la formation et le développement de l'embryon et de ses tissus et que ceux-ci doivent se trouver également retardés; mais il n'en est rien; au contraire, ces embryons, dépourvus de sang, étaient tout aussi avancés que ceux placés dans des cuvettes à fond blanc qui montraient depuis long-temps une circulation complète. Ils ne commencèrent à dépérir qu'au moment où les métamorphoses des cellules étaient déjà très-avancées dans beaucoup de tissus; ce qui rendait ces dernières incapables de subvenir seules à leur nutrition. Les mêmes observations peuvent s'appliquer à la formation de tous les organes; tous sont, dans l'origine, des accumulations de cellules qui se modifient et s'accroissent, sans qu'il existe en elles la moindre trace de circulation; mais dès que les métamorphoses des cellules ont commencé et que les parois cellulaires sont transformées, de manière à ne plus pouvoir présider elles-mêmes à leur nutrition, dès ce moment les courans sanguins commencent à se montrer, et c'est en amenant toujours de nouvelles substances aux organes qu'ils entretiennent, qu'ils en facilitent le développement jusqu'à leur dernier terme.

Je ne pense pas qu'il soit nécessaire de m'étendre davantage sur ces faits, qui sont d'ailleurs du ressort de la physiologie, et dont l'analyse détaillée me conduirait bien au delà des limites que je me suis posées dans cet ouvrage. Il me suffira d'avoir appelé l'attention sur ces différences fondamentales qui existent entre la vie et le mode d'alimentation de l'embryon et de l'animal adulte.

CHAPITRE XIII.

SYSTÈME GÉNÉRAL DE LA FORMATION EMBRYONIQUE.

—

Il a régné jusqu'au commencement de notre siècle une grande incertitude à l'égard de l'embryologie, ou du moins, si l'on s'en est occupé, c'était plutôt en vue de connaître la forme extérieure des embryons que dans le but de pénétrer dans leur nature intime, qui seule peut expliquer les variations nombreuses de forme qui surviennent pendant le cours du développement. C'est à Dollinger qu'appartient la gloire d'avoir imprimé, le premier, une direction scientifique à l'embryologie, soit par ses propres travaux, soit par l'influence qu'il exerça sur les recherches de ses disciples, MM. Pander, d'Alton et de Baer. Le premier il a défriché ce champ que d'autres ont su rendre dès lors si fertile. Ce fut essentiellement sur l'embryon de la poule que se dirigea l'attention des premiers embryologistes ; et c'était en effet de tous les embryons celui qui semblait le plus approprié à ces sortes d'investigations, par la raison qu'il était facile de se procurer des œufs fécondés en quantité et que les appareils à couver permettaient d'en avoir de tous les âges. Conformément à la tendance philosophique qui do-

minait à cette époque l'histoire naturelle, on s'empressa de déduire des faits particuliers que l'on venait d'observer, des lois générales que l'on appliqua sans hésitation à tous les autres animaux, soit vertébrés, soit invertébrés. Cette tendance avait sans doute ses avantages, car elle reporta en partie la spéculation du domaine de l'abstraction dans celui de l'observation; mais à côté de ces avantages très-réels, nous ne devons pas nous en cacher les inconvéniens. L'application trop générale que l'on fit des résultats obtenus ne pouvait manquer d'introduire dans le domaine de la science nouvelle des données erronées et plus ou moins contraires à la nature. En somme cependant, les lois générales empruntées à l'étude de l'embryon du poulet par les auteurs que nous venons de mentionner, reposaient sur une base solide, et les observateurs postérieurs n'ont eu qu'à les confirmer en les débarrassant peu-à-peu des inexactitudes dont elles étaient entachées. Le fait qu'elles ne subirent aucune modification essentielle par les travaux plus récens des Burdach, des Huschke, des J. Muller, des Rathke, des Valentin et de tant d'autres, est le plus beau témoignage que l'on puisse alléguer en leur faveur.

La France et l'Angleterre restèrent d'abord en arrière des travaux embryologiques qui se poursuivaient avec tant de succès en Allemagne, jusqu'à ce que Barry, en Angleterre, vint enrichir la science de ses belles recherches sur l'embryologie du lapin. Quant à la langue dans laquelle nous écrivons, nous regrettons qu'elle ne compte point d'embryologistes que nous puissions placer au même rang que les auteurs que nous venons de nommer.

Voici quelle est en résumé la manière dont on se rendait compte du développement embryologique des animaux, d'après les points de vue généraux établis par plusieurs des auteurs cités : « Il existe dans chaque œuf fécondé un tissu par-

ticulier, le *blastoderme*, qui est étendu d'une manière plus ou moins uniforme à la surface du vitellus et qui constitue la base première de l'embryon. Après la découverte de la vésicule germinative par Purkinje, l'on crut que le blastoderme se formait soit par l'aplatissement de cette vésicule, ou parce qu'elle crevait et laissait échapper le liquide qu'elle renfermait. Suivant les animaux, ce blastoderme est tantôt continu sous forme de membrane, tantôt divisé et éparpillé par taches sur le vitellus (dans plusieurs invertébrés). Pendant le cours du développement, ces taches se rapprochent, envahissent peu-à-peu le vitellus et l'entourent d'une enveloppe particulière. Dans l'origine, le blastoderme est simple et ne présente qu'une seule couche granuleuse ; mais bientôt il se scinde en plusieurs feuillets superposés dans l'ordre de leur épaisseur et dont chacun est destiné à former un certain groupe d'organes. Le plus extérieur de ces feuillets, ou le *feuillet séreux*, donne naissance aux tégumens de l'embryon et du vitellus, ainsi qu'à la peau, aux parties centrales du système nerveux, au squelette, aux muscles volontaires et aux organes des sens. Le feuillet interne qui entoure immédiatement le vitellus et que l'on a appelé bien mal à propos le *feuillet muqueux*, forme l'intestin avec toutes ses involvures et ses appendices, de même qu'il devient aussi le laboratoire des organes sexuels intérieurs. Dans l'origine, ces deux feuillets existent seuls, mais bientôt il se détache du feuillet intérieur ou muqueux un troisième feuillet, *le feuillet vasculaire* qui se loge entre les deux autres, ensorte que, dans une coupe verticale du blastoderme, ces trois feuillets se présentent de dehors en dedans dans l'ordre suivant : le feuillet séreux, le feuillet vasculaire et le feuillet muqueux, formant ensemble une triple enveloppe autour du vitellus. Le feuillet vasculaire est destiné à former le cœur avec tous ses vaisseaux et le sang, les corps de Wolff et en partie les organes sexuels

et urinaires, quoique le feuillet muqueux prenne aussi part à la formation de ces derniers. La disposition et les rapports de ces différens feuillets avec le vitellus varient suivant le rang que l'animal occupe dans la série, et l'on rencontre même à cet égard des différences assez notables entre les vertébrés.

La formation des différens organes fut en général ramenée à des plissemens, à des enfoncemens ou à des évolvures de ces différens feuillets, quoique l'on reconnût en même temps que les forces mécaniques n'étaient pas seules en jeu dans ces transformations.

Quant au rôle que les différentes parties de l'œuf fécondé jouent dans le développement, l'on n'émit à cet égard que de vagues suppositions, qui n'étaient pour ainsi dire appuyées d'aucune observation directe. On savait, par les recherches de M. Purkinje sur la vessie germinative et par les travaux plus récens de MM. Valentin et R. Wagner, que la vessie germinative se trouve toujours dans l'endroit de l'œuf où l'embryon commence à se développer, qu'elle existe dans tous les œufs non fécondés, mais qu'elle devient invisible à mesure que le développement s'avance. La tache germinative fut envisagée, dès l'origine, par M. R. Wagner, qui la découvrit le premier, comme la base de l'embryon futur, quoique avec moins de raison qu'on ne l'avait précédemment prétendu pour la vessie germinative, car les différences que l'on remarquait entre les taches germinatives des divers animaux présentaient alors de graves difficultés et l'on pouvait encore moins qu'à l'égard de la vessie germinative savoir ce que cette tache devenait après la fécondation. En revanche, on connaissait fort bien le vitellus avec ses diverses granules et ses cellules, telles qu'elles se montrent dans la plupart des animaux, et que l'on envisageait comme la principale substance alimentaire de l'embryon. Mais les rapports du vitellus et de ses différentes parties avec l'embryon n'étaient

pas encore connus, non plus que la part que le vitellus et ses cellules prennent à la formation des tissus embryonaires, ni les rapports de ces tissus avec les tissus de l'animal adulte. C'est M. Schwann qui, le premier, nous en a donné l'explication, par sa découverte des lois générales du développement des cellules. Réunissant en un faisceau tous les faits connus, il nous apprit la signification de ces granules et de ces globules que l'on avait aperçus dans la masse embryonaire, et nous fit connaître en même temps le rôle de la vessie germinative, de la tache germinative et leurs rapports réciproques. Ces découvertes eurent en outre l'avantage de diriger de nouveau l'attention des anatomistes sur ces recherches, et ce furent maintenant les premières phases de l'organisme embryonique et de ses cellules que l'on s'appliqua à poursuivre avec un zèle particulier. Il est impossible de prévoir quels seront les résultats de ces nouveaux efforts. Nous nous contenterons de faire remarquer que différentes tendances se sont déjà manifestées dans cette nouvelle voie et que des opinions très-diverses ont été émises, opinions dont nous allons essayer de donner ici un aperçu, attendu qu'elles contrastent plus ou moins avec les idées que l'on s'était faites jusqu'alors du développement embryologique.

M. Reichert (*) établit une nouvelle théorie de la formation de l'embryon des vertébrés qu'il essaya d'appuyer sur le développement de l'œuf de la grenouille et de la poule. Pour cet anatomiste, les globules et les granules vitellaires que l'on connaissait depuis longtemps dans ces œufs, sont de véritables cellules, et le vitellus lui-même n'est composé que d'une réunion de cellules. L'embryon se développe immédiatement du vitellus, par l'arrangement et par les métamorphoses de ses cellules. Le vitellus n'est ainsi en quelque sorte que l'embryon dissout, et

(*) Das Entwicklungsleben im Wirbelthierreich. Berlin, 1840.

non pas un corps destiné à la nutrition de l'embryon naissant. S'il existe dans son intérieur quelque substance alimentaire qui n'entre pas dans la composition de l'embryon, ce n'est là qu'un attribut accidentel du vitellus. Les différens organes se forment en se déposant par couches sur le vitellus, et l'on remarque dans ce mode de formation deux types distincts, qui divisent l'embranchement des vertébrés en deux grands groupes. Dans l'un, qui comprend les poissons et les reptiles nus, tous les organes naissent immédiatement du vitellus par couches ; dans le second groupe, qui comprend les reptiles écaillés, les oiseaux et les mammifères, il n'y a que les organes du système nerveux central et une certaine membrane médiatrice, la membrane intermédiaire, qui naissent immédiatement du vitellus. La formation de tous les autres organes relève bien aussi du vitellus, mais par l'intervention de la membrane intermédiaire, intervention quelque peu mystérieuse et que l'auteur lui-même ne définit pas d'une manière précise.

Il est évident que la supposition d'une transformation directe du vitellus en embryon par couches, si elle était fondée, rendrait l'ancienne théorie d'un blastoderme, se séparant en trois feuillets superposés, complètement inadmissible. D'après l'ancienne théorie, le vitellus et le blastoderme étaient en quelque sorte en opposition ; d'après celle de M. Reichert, le vitellus et le blastoderme sont synonymes, ou plutôt tout le vitellus est blastoderme. Cependant, quelque peine que se soit donnée M. Reichert pour combattre les opinions de ses devanciers, il n'a pas pu méconnaître une triple division dans ces couches embryonaires, et, tout en postulant une couche à part pour chaque organe, il a senti la nécessité d'établir trois groupes d'organes, se déposant successivement, et qui, selon lui, seraient liés par des rapports intimes. Il n'est pas difficile de reconnaître dans ces trois groupes les trois feuillets du blas-

toderme, en faisant seulement abstraction de quelques différences dans la repartition des organes. De son *groupe du systeme animal* naissent le systeme nerveux central, le squelette, les muscles, la peau et les organes des sens. Ce groupe correspond, par conséquent, exactement au feuillet séreux du blastoderme. Du second groupe, qui est le *groupe du systeme sanguin*, naissent le cœur, le sang, les vaisseaux, les corps de Wolff, le foie et les organes de la respiration. Son troisieme groupe, enfin, forme l'*intestin*. La seule différence consiste donc en ce que M. Reichert, au lieu d'attribuer la formation du foie et des organes de la respiration au feuillet muqueux, comme le faisaient ses prédécesseurs, l'attribue au feuillet vasculaire (son système sanguin). Les autres différences sont purement nominales.

La théorie de M. Reichert pèche en outre par un autre point essentiel. M. Reichert prend l'œuf fécondé tel qu'il est au commencement de son développement embryonique, sans avoir égard a son histoire antérieure, non plus qu'aux parties qui le constituent avant la fécondation. Il passe ainsi sous silence plusieurs momens essentiels du développement, antérieurs a l'apparition définitive de l'embryon et postérieurs a la fécondation, mais qui ont cependant avec lui les rapports les plus intimes, comme par exemple le sillonage des œufs de la grenouille. La vessie germinative et la tache germinative, ces deux parties essentielles de l'œuf, sont entierement négligées, et il n'est fait aucune mention spéciale de la part qu'elles prennent au développement de l'embryon et des cellules embryonaires. Apres cela, faut-il s'étonner que la théorie de M. Reichert présente de grandes lacunes? Nous verrons plus bas combien cette omission des parties essentielles de l'œuf et la part trop considérable que ce naturaliste assigne au vitellus, ont été préjudiciables aux résultats de ses observations sur la formation de l'embryon.

Les recherches de M. Barry (*) sur l'œuf du lapin, comprenant surtout les premières phases du développement de l'embryon et les destinées des diverses parties de l'œuf primitif, ont conduit à des résultats fort différens et, à mon avis, bien plus importans que la théorie de M. Reichert que nous venons de mentionner. D'après M. Barry, la vésicule germinative ne s'aplatit ni ne crève après la fécondation, pour laisser s'échapper le liquide qu'elle contient ; elle se remplit au contraire de cellules dans lesquelles apparaît à son tour une nouvelle génération de cellules. Il se forme au centre de la tache germinative, qui, comme l'on sait, est granuleuse et simple chez les mammifères, une vessie claire, remplie d'un liquide transparent (évidemment une cellule simple) ; et peu à peu les parties granuleuses environnantes de la tache germinative se transforment à leur tour en cellules, moins saillantes, il est vrai, que la cellule centrale. La vésicule germinative entière se remplit de cette manière de cellules formées au centre de la tache germinative. En même temps, la vésicule germinative commence par s'éloigner de la face intérieure de l'enveloppe vitellaire, contre laquelle elle était appliquée dans l'œuf non fécondé et se retire vers l'intérieur du vitellus, tandis que, d'un autre côté, sa membrane disparaît à mesure que de nouvelles cellules continuent à se former. Cependant l'on voit apparaître, dans la cellule centrale de la tache germinative, deux grandes cellules transparentes, qui se dédoublent continuellement et, au moyen de générations réitérées, finissent par envahir le vitellus et par former ainsi le blastoderme ou le *germe*. Dès que ces nouvelles cellules ont fait disparaître les cellules de la vessie germinative pour les remplacer, on voit se former au milieu d'elles une grande cellule elliptique à noyau opaque, creux, à parois épaisses. *Ce noyau*

(*) Philosophical Transactions, 1839 et 1840

creux est l'embryon, qui se développe de la même manière que les cellules de la vessie germinative, c'est-à-dire en donnant naissance dans son intérieur à de nouvelles cellules, qui se propagent à leur tour, ensorte que l'embryon grandit et s'accroît continuellement. M. Barry n'a point fait d'études sur le développement ultérieur des différens tissus de l'embryon ; mais il résulte de celles de ses observations dont nous venons de donner un aperçu, que la théorie de M. Reichert sur la composition de l'embryon est au moins inapplicable aux mammifères. Les observations de l'auteur anglais conduisent au contraire naturellement à l'opinion que, chez les mammifères, la vésicule et la tache germinative sont les premiers rudimens de l'embryon ; que les cellules nées dans l'intérieur de la vésicule sont employées à la formation d'un germe distinct du vitellus (le blastoderme), et que la tache germinative représente la base réelle de l'embryon, puisque l'auteur n'indique qu'une seule cellule comme berceau de l'embryon. Cependant nous croyons que cette dernière opinion, ainsi que cette génération réitérée des cellules par paires, devra subir par la suite des modifications, et que ce n'est pas avec une aussi stricte régularité que s'opère la formation des cellules embryonaires des mammifères. Aussi les recherches de M. Bischoff (*) sur le premier développement de l'œuf du chien sont-elles assez contradictoires à celles de l'auteur anglais sur le lapin. La courte description que M. Bischoff a donnée du développement embryonique de ce carnassier n'est d'ailleurs, à ce qu'il paraît, qu'une ébauche d'un travail plus étendu, que nous désirerions pour notre part voir paraître le plus tôt possible.

D'après mes observations, telles que je les ai exposées dans le cours de cet ouvrage et d'après celles que j'ai faites sur le

(*) Dans R. Wagner, Lehrbuch der Physiologie, Leipsik, 1839.

crapaud accoucheur, je crois qu'on peut formuler la marche du développement de l'embryon de la Palée de la manière suivante : de nombreuses petites cellules creuses, les taches germinatives sont répandues, dès l'origine de l'œuf, dans la vésicule germinative. Dès que l'œuf est pondu et que la fécondation est accomplie, les taches germinatives grandissent et deviennent de véritables cellules, qui, plus tard, donnent naissance à des noyaux. On voit en même temps se former dans la vésicule germinative de nouvelles cellules simples, semblables aux anciennes taches germinatives, et qui, à mesure qu'elles se développent, entraînent à leur suite la disparition de la cellule-mère. C'est ainsi que le germe primitif naît, *sans la coopération du vitellus*, des cellules préexistantes de la tache germinative et des nouvelles cellules, formées dans l'intérieur de la vésicule germinative, deux sortes de cellules qu'il est impossible de distinguer les unes des autres. Nous avons rapporté en détail, dans cet ouvrage, la marche ultérieure du développement, en faisant remarquer, à réitérées fois, qu'une disposition de l'embryon par couches, se détachant du vitellus, serait chose impossible dans les Corégones, puisqu'il ne se forme jamais de véritables cellules dans l'intérieur du vitellus, mais que celui-ci reste toujours à l'état liquide. Ce liquide est absorbé, il est vrai, à mesure que l'embryon se développe ; mais la formation de nouvelles cellules se fait toujours dans l'embryon même, et le liquide vitellaire n'est que la matière dont l'embryon se sert pour construire ses nouvelles cellules.

Mais s'il est évident que, dans le poisson que nous venons d'examiner, le développement embryonique commence en partant de la vésicule germinative, sans que le vitellus y participe d'aucune manière, on ne saurait en dire autant des batraciens, chez lesquels on ne peut méconnaître la coopération du vitellus à la formation des premiers rudimens de l'embryon, quoique

cette coopération n'ait pas lieu de la manière que le veut M. Reichert.

Les embryologistes avaient été frappés depuis long-temps de la grandeur extraordinaire de la vésicule germinative dans les œufs mûrs des batraciens, et l'on connaissait également le nombre considérable et le développement des taches germinatives creuses contenues dans ces vésicules. J'ai démontré à mon tour que, pendant que la vésicule germinative disparaissait après la fécondation, les taches germinatives se dispersaient sur le vitellus et qu'elles allaient se loger dans la couche corticale de ce dernier. Chaque tache germinative s'entoure ici d'une paroi cellulaire, qui renferme une certaine quantité de substance vitellaire, ensorte que ces cellules embryonaires, formées autour des taches germinatives (qui sont encore ici la base réelle de l'embryon), présentent cependant un contenu mixte, ayant la tache germinative située au centre et étant entourée d'une certaine quantité de liquide vitellaire. Dans le voisinage de ces cellules embryonaires, formées autour des taches germinatives, il se forme successivement d'autres cellules embryonaires, de manière qu'il y a d'abord une vésicule transparente, tout-à-fait semblable à une tache germinative qui s'entoure d'une enveloppe cellulaire. Il est à remarquer cependant que ces cellules embryonaires ne se développent que dans la couche corticale du vitellus ; des cellules se montrent bien aussi dans l'intérieur du vitellus, mais elles ne prennent aucune part directe à la formation de l'embryon, et disparaissent pendant le développement, pour former des cytoblastèmes secondaires, à mesure que l'embryon grandit. L'opinion de M. Reichert, qui prétend que les cellules embryonaires se forment comme une nouvelle génération dans les cellules vitellaires, est donc inapplicable au crapaud accoucheur. Nous retrouvons au contraire chez les batraciens la même loi qui

s'est manifestée dans les autres classes des vertébrés, savoir que le contenu de la vésicule germinative et plus particulièrement les taches germinatives, constituent la base de l'embryon, avec cette différence que, chez les batraciens, le vitellus prend une certaine part au développement ; ce qui n'a d'ailleurs rien d'étonnant, puisque chaque classe présente des modifications particulières de la règle générale. Il nous est impossible, à cause des données trop incomplètes que nous possédons, de fixer l'origine du rudiment de l'embryon des oiseaux ; cependant il est probable qu'ici aussi les cellules embryonaires naissent de la vésicule germinative, pour se mêler plus tard à celles du vitellus.

Les recherches précédentes conduisent ainsi toutes au même résultat, qui est de nous représenter la vessie germinative comme le germe de l'embryon futur ; elles nous forcent même d'admettre dans les poissons l'existence d'un élargissement membraneux de ce germe, qui finit bientôt par envahir le vitellus entier, ou, en d'autres termes, d'un blastoderme. Ce blastoderme, bien qu'il ne soit pas très-consistant, est pourtant très-nettement séparé du vitellus.

Dans les batraciens, il ne saurait être question d'un pareil isolement du blastoderme, attendu qu'ici les taches germinatives sont répandues sur toute la surface du vitellus, auquel elles empruntent la matière des cellules qu'elles forment autour d'elles. Il est à présumer qu'un germe, formé de cette manière, diffère beaucoup des autres ; aussi ne remarque-t-on jamais cette division en plusieurs couches ou feuillets superposés, qui se voit dans la Palée. Il est évident dès lors qu'en théorie l'on est allé trop loin, en supposant toujours trois feuillets dans le blastoderme des vertébrés et même dans chaque endroit du germe, et en y rattachant le développement des différens organes ; c'est ce qui a fait que l'on a rencontré, dans

plusieurs parties de l'embryon, des difficultés insurmontables, entre autres dans la cavité branchiale et dans les rapports de l'ésophage et de l'anus avec les parties environnantes. L'idée que l'on s'était faite des plissemens, des contournemens, des superpositions, des évolvures et des involvures de ces feuillets avait quelque chose de trop mécanique pour qu'on pût espérer qu'elle ne rencontrerait pas de graves obstacles dans l'application. Mais il n'en sera pas moins digne de notre attention de voir s'il n'existe pas en réalité certains rapports qui justifient cette manière de voir.

Dans les poissons, il est impossible de nier une certaine division du germe, quoiqu'elle ne se forme pas absolument comme on l'a prétendu; car ce n'est pas précisément le germe qui se fendille, mais ce sont plutôt de nouvelles couches celluleuses de nature différente qui apparaissent à côté des anciennes. J'ai plus d'une fois insisté, dans la description détaillée du développement du germe, sur ce fait, qu'après la formation des rudimens principaux du système nerveux et même du système animal en général, au moyen des petites cellules embryonaires, il se formait, sous ces dernières, entre elles et le vitellus, une couche épaisse de cellules plus grandes, pourvues d'un nucléolule et d'un nucleus, et qui, par cela même qu'elles renferment plus de substance alimentaire grenue que les cellules embryonaires, sont beaucoup plus opaques que ces dernières et forment une accumulation épaisse et opaque entre la corde dorsale et le vitellus. L'étude du développement nous a appris que cette couche celluleuse forme la base de l'intestin, de ses appendices glandulaires et des corps de Wolff, tandis que tous les autres organes sont formés des petites cellules embryonaires. On pourrait donc, à bon droit, appeler cette agglomération de cellules le feuillet muqueux, puisque sa destination est de former l'intestin et ses glandes et que cette destination a été de tout temps

envisagée comme le but essentiel du feuillet muqueux. Je n'ai pas pu observer de divisions ultérieures du germe dans les poissons, et je n'ai surtout pas pu reconnaître une couche particulière de cellules destinées à former le cœur et les vaisseaux du sang. Mais il faut rendre cette justice aux anciens embryologistes, qu'ils n'ont jamais indiqué le feuillet vasculaire avec la même certitude que le feuillet séreux et le feuillet muqueux, et que, sans douter précisément de son existence, ils l'ont toujours représenté comme intimement lié au feuillet muqueux et comme destiné à se séparer de ce dernier. Dans la Palée, le cœur se forme des mêmes cellules embryonaires que tous les autres organes du feuillet séreux, et tous les tissus sont aptes à former du sang ; cependant la couche hématogène qui entoure le vitellus est particulièrement propre à cette fonction, d'autant plus qu'elle est étroitement liée à la couche celluleuse de l'intestin ; et c'est probablement pour cette raison que les anciens embryologistes la faisaient dériver du feuillet muqueux comme feuillet distinct de leur feuillet vasculaire. Mais, pour que cette manière d'envisager la couche hématogène du vitellus fût vraie, il faudrait aussi que le cœur et les vaisseaux fussent formés des mêmes cellules que la couche hématogène, ce qui n'est pas confirmé par l'observation directe.

Il n'existe pas de divisions semblables du germe dans les batraciens ; ici la formation de l'intestin semble être due aux mêmes cellules que celles de tous les autres organes, et j'ai lieu de croire que cette différence est la conséquence de la dissémination du germe. Nous n'avons point encore d'observations complètes et impartiales sur les oiseaux et les mammifères ; cependant je dois faire remarquer que M. Barry dit n'avoir observé nulle part une division du blastoderme en feuillets dans le lapin.

Ces faits nous conduisent naturellement à examiner le rôle

qui est assigné au vitellus dans les différentes classes d'animaux et qui varie avec les conditions extérieures du développement. Chez les mammifères où, par suite du développement du placenta, le fœtus entre de très-bonne heure en rapport intime avec le système sanguin de la mère et tire de celui-ci son alimentation, le vitellus n'est en général en activité qu'aussi longtemps que l'œuf n'est pas encore fixé à la matrice. Dès que cette adhérence s'est effectuée au moyen du placenta, la plus grande partie du vitellus qui n'a pas été employée, est écartée et se sépare comme vésicule ombilicale qui finit par n'avoir plus aucun rapport avec l'embryon. Il n'existe point de pareils rapports entre l'embryon et la mère chez les autres vertébrés, et si quelques-uns mettent au monde des petits vivans, par suite de la rupture des œufs dans les organes sexuels de la mère, l'embryon au moins n'entre jamais dans des rapports aussi intimes avec le système sanguin de la mère qu'il l'est dans les mammifères au moyen du placenta, et le vitellus est pendant toute la durée de la vie embryonaire, et au moins jusqu'à l'éclosion, la seule ressource alimentaire de l'embryon. C'est le vitellus par conséquent qui fournit la matière de toutes les transformations que subit l'embryon, et c'est pour cette raison qu'il diminue de plus en plus de volume. Autrefois, on ne voyait dans le vitellus autre chose qu'un approvisionnement de matières alimentaires passant sans autre préparation dans la substance du corps. Mais une pareille théorie ne saurait plus être soutenue, depuis que l'on a reconnu que le vitellus présente une structure cellulaire dans la plupart des animaux. Il me semble même que l'on pourrait établir, d'après les différences que présente son développement, trois nuances de vitellus, selon que la substance vitellaire participe plus ou moins à la formation du germe. Sous ce rapport, le vitellus des batraciens est évidemment le plus parfait, puisqu'il concourt dès l'origine

et directement à la formation du germe embryonaire et en ce que sa substance et particulièrement les cellules de sa couche corticale composent directement l'embryon. Mais je dois ajouter que cette participation immédiate du vitellus à la formation de l'embryon n'a lieu que dans les premiers temps du développement ; plus tard le vitellus rentre dans les mêmes rapports qu'on lui connaît dans presque tous les autres vertébrés, c'est-à-dire qu'il devient une substance alimentaire, en quelque sorte indépendante et séparée de l'embryon, et qui, loin d'être inerte et sans vie, continue au contraire à se développer de son côté pendant toute la durée de la vie embryonique. En effet, on ne saurait douter que les cellules vitellaires ne préparent leur contenu comme toutes les autres cellules ; mais dès qu'elles doivent être employées à l'alimentation, elles retombent en quelque sorte à l'état de simple substance alimentaire ; leur enveloppe se brise, et le cytoblastème qui en résulte est absorbé pour servir à d'autres formations. C'est à cet état de simple substance alimentaire que se maintient le vitellus de la Palée et celui de tous les autres animaux chez lesquels il n'existe, dès l'origine, dans l'intérieur du vitellus, au lieu de cellules indépendantes, qu'une substance liquide, claire et homogène. Chez ces animaux on trouve par conséquent réalisée l'idée que se faisaient les premiers embryologistes du vitellus en général, savoir, que c'était un cytoblastème homogène absolument dépendant de l'animal, et dépourvu de vie propre, sa substance n'étant employée à la formation des cellules qu'à mesure que l'embryon en a besoin.

De l'exposé que nous venons de faire des fonctions du vitellus, il résulte cette loi générale applicable à tous les vertébrés, savoir, que le contenu de la vésicule germinative forme la base de l'embryon ou le germe proprement dit ; que le vitellus est en rapport plus ou moins intime avec elle, et que c'est du

concours de ces deux parties que naît l'embryon. Dans cette influence combinée du vitellus et de la vessie germinative, c'est tantôt l'un, tantôt l'autre, qui l'emporte dans l'influence qu'il exerce sur la formation des tissus embryonaires.

Il nous reste à mentionner encore quelques autres particularité qui, à ce qu'il paraît, sont communes à tout le règne animal et qui sont encore en partie inexpliquées ; je veux parler de la rotation de l'œuf autour de son axe et du sillonnement du germe, deux accidens qui touchent l'œuf en général, et enfin des évolvures et des involvures qui ont trait au développement spécial des organes.

On connaissait depuis long-temps la *rotation* du vitellus autour de son axe dans certains invertébrés, entre autres dans les acéphales et dans les limaces, où il est très-facile de l'observer. Plus tard, elle fut aussi observée dans les vertébrés, par M. de Baer, dans les batraciens, par M. Bischoff, dans les mammifères, et par M. Rusconi dans le Brochet. Il est démontré maintenant que ce phénomène dépend de fines cellules vibratiles qui existent à la surface du vitellus, et qui, en mouvant leurs cils dans une même direction, font tourner lentement et uniformément le globe vitellaire autour de son axe. Dans les batraciens, l'épithélium vibratile forme, comme je m'en suis assuré dans le crapaud accoucheur, la couche extérieure de la membrane épidermoïdale ; mais elle n'est bien développée que dans les premiers temps de la vie embryonaire. Dans la Palée, ainsi que dans les Salmones en général, je n'ai pas encore pu observer de rotation, ni aucune trace de cils vibratiles à la surface de la membrane épithélienne ; il est cependant probable qu'elle existe, mais à raison de la petitesse des cellules embryonaires, les cils vibratiles doivent nécessairement être d'une petitesse extrême et la rotation qui résulte de leur mouvement doit par conséquent être fort lente.

ensorte qu'il n'y aurait rien d'étonnant à ce que je ne l'eusse pas aperçue. Quels sont les rapports de cette rotation avec le développement de l'embryon? C'est une question qui attend encore sa solution.

Le *sillonnement* du germe paraît être intimement lié au développement embryonique, et, à l'exception des mammifères et des oiseaux, on l'a reconnu dans toutes les autres classes du règne animal. Cependant, malgré cette généralité du phénomène, il n'est pas sans intérêt d'étudier les modifications particulières que l'on observe à cet égard dans les différentes classes. On peut dire qu'en général, plus le germe est étendu, plus le rang qu'occupe le vitellus, relativement à l'embryon, est élevé, et plus aussi les sillons sont profonds et larges. Dans la grenouille commune, où les taches germinatives sont disséminées sur toute la surface du vitellus, et où par conséquent le vitellus a les rapports les plus intimes avec l'embryon, le sillonnement s'étend sur toute la surface de ce dernier. Les sillons forment des cercles entiers autour de sa surface et pénètrent si profondément, surtout les premiers, qu'ils ont presque l'air de diviser le vitellus en deux parties. Dans le crapaud accoucheur, le sillonnement est déjà moins considérable; il n'affecte guère qu'un côté de l'œuf, l'autre moitié restant lisse; les sillons pénètrent jusqu'à un tiers du diamètre du vitellus et les taches germinatives ne sont dispersées que sur la moitié sillonnée de l'œuf. Dans la Palée enfin, dont le germe est réduit à un petit espace, le sillonnement n'affecte que le germe et ne s'étend nullement sur le vitellus, ainsi que l'a déjà fait remarquer Rusconi pour le Brochet. Il résulte de ces faits que le développement plus ou moins considérable des sillons est en lui-même une preuve de la dissémination plus ou moins grande des taches germinatives et de la participation plus ou moins directe du vitellus à la formation de l'embryon; aussi le sillonnement

affecte-t-il exclusivement le germe; il ne s'étend au vitellus que lorsque celui-ci participe directement à la formation du germe. On pourrait donc être induit, par suite de ces considérations, à croire que, puisque cette formation si générale et si curieuse des sillons est un phénomène à peu près commun à tout germe embryonique, et puisque, dans la grenouille commune, que l'on a plus particulièrement examinée, ce sillonnement coïncide avec le commencement de la formation des cellules dans le vitellus, on pourrait croire, dis-je, que le sillonnement est la première phase du développement cellulaire dans le germe et dépend seulement de ce développement: mais il n'en est rien; et dans le crapaud accoucheur, le sillonnement apparaît et disparaît avant qu'on aperçoive la moindre trace d'une cellule dans le vitellus; ce n'est que lorsqu'il a complètement disparu, que la formation des cellules commence. Dans la Palée, au contraire, il existe des cellules dans le germe, long-temps avant que les sillons ne se montrent. Dans la grenouille, enfin, les deux phénomènes apparaissent l'un à la suite de l'autre. De pareils faits rendent nécessairement très-difficile l'étude des rapports du sillonnement avec les cellules.

L'idée des *involvures* et des *évolvures* est étroitement liée à l'opinion que l'on avait dans l'origine des feuillets du blastoderme, lorsqu'on attribuait le développement des organes de l'embryon uniquement au plissement et au contournement des divers feuillets du blastoderme. On envisageait en particulier toutes les glandes comme le produit d'un pareil plissement, en supposant que la paroi du canal auquel aboutit chaque glande, se repliant comme le doigt d'un gant, formait d'abord un petit sac cécal qui s'allongeait à mesure que le développement avançait, se ramifiait et formait ainsi peu à peu les canaux sécréteurs des glandes, dont les dernières extrémités sont toujours cécales. On envisageait de plus les cavités aboutissant à la

peau extérieure comme formées de la même manière que les diverses glandes épidermoïdales, et on les désigna sous le nom d'involvure parce que la position de l'ouverture du canal sécréteur était changée relativement à l'embryon. Les différens passages que l'anatomie comparée faisait remarquer dans les glandes, depuis les plus simples en forme de bourse jusqu'aux ramifications les plus compliquées, semblaient parler en faveur de cette opinion. Mais lorsqu'on eut reconnu la structure cellulaire de l'embryon, on rejeta avec autant de précipitation cette idée, qu'on s'était empressé de l'adopter auparavant, et l'on admit *a priori* qu'une pareille involvure était incompatible avec des cellules. Il est vrai que, prise à la lettre, l'idée des premiers embryologistes sur les involvures n'est guère admissible dans l'état actuel de nos connaissances. Mais il faut bien remarquer que plusieurs de ces savans avaient insisté sur la nécessité de ne pas ajouter à ce terme un sens trop rigoureux, en faisant remarquer qu'il avait besoin d'être expliqué. L'évolvure, disaient-ils, a lieu de la manière suivante : il se forme, à la surface de la partie où le canal sécréteur doit aboutir, une accumulation de blasteme qui devient creuse, et la petite cavité qui en résulte finit par se mettre en communication avec la grande cavité d'où l'évolvure est partie, en résorbant la paroi qui les sépare. Cette manière de voir est en effet fondée dans la nature ; on avait observé cette transformation dans le poumon et dans le foie, et quoiqu'on eût adopté une autre explication de la chose, on n'en conserva pas moins le même nom. Nous avons décrit dans le cours de cet ouvrage trois exemples différens d'évolvures et d'involvures, celui du cristallin, celui du foie et celui de la vessie natatoire, et chacun de ces trois exemples nous a révélé un type de formation particulier, différent des autres, et dont nous allons essayer de retracer les principaux traits.

Lorsqu'on examine l'involvure du *cristallin*, tel que nous

l'avons décrite au chap. VI, on est tout naturellement porté à en chercher l'explication dans une cause purement mécanique, et quand l'on voit comment la couche épithéliennne d'abord étendue d'une manière uniforme par dessus le bulbe de l'œil, s'enfonce insensiblement et pénètre de plus en plus profondément en arrière, on éprouve involontairement la tentation de rechercher l'instrument au moyen duquel la couche est ainsi enfoncée; mais cet instrument n'existe pas. Peut-être serait-il plus naturel d'expliquer ce phénomène si remarquable en supposant que le liquide venant à diminuer dans l'espace intérieur de l'œil, par l'effet de la solidification de la rétine, qui a lieu probablement à la même époque, la couche celluleuse est attirée en dedans. Quelle que soit en définitive la cause dernière de cette involvure, il est certain qu'elle correspond assez exactement à l'idée que s'en faisaient les anciens embryologistes; car, quoi qu'on en dise, ce sera toujours une membrane continue qui s'enfonce en un endroit déterminé et forme ainsi un sac cécal.

La *vessie natatoire* (voyez chap. IX) se forme d'une manière différente. On sait que l'intestin présente, dans l'origine, un tube continu et qu'il n'existe d'abord aucune trace d'ouverture ou de cul-de-sac à l'endroit où doit se former la vessie natatoire. Mais tout-à-coup on aperçoit à la face extérieure du tube intestinal une petite accumulation de cellules d'abord solides, qui devient creuse d'elle-même par l'écartement de ses cellules et représente dans l'origine une cavité isolée, fermée de tous côtés et séparée de la cavité intestinale. Bientôt la membrane qui sépare les deux cavités est résorbée, et la cavité de la vessie natatoire entre en communication avec l'intestin tout en se dilatant de plus en plus. Il serait difficile, à mon avis, de trouver un exemple plus frappant de ce mode de formation des cavités: c'est aussi celui qui se voit le plus fré-

quemment dans le règne animal ; dans presque tous les organes glandulaires, les canaux sécréteurs se forment comme cavités isolées, avant de pénétrer par résorption des cloisons dans la cavité destinée à recevoir les matières sécrétées.

Le *foie* de la Palée nous offre une autre modification très-essentielle qui n'avait pas encore été observée jusqu'ici ; la glande et le canal destinés à recevoir ses sécrétions se forment simultanément par l'écartement des cellules dans deux directions ; la cavité supérieure devient l'organe sécréteur, l'inférieure le canal cholédoque. Il ne saurait être ici question d'une évolvure analogue à l'involvure du crystallin, puisque ce n'est point une membrane achevée qui s'évolve, mais que c'est au contraire une couche de cellules non encore solidifiée qui forme les cavités qui communiquent entre elles. Ce mode d'évolvure est vraisemblablement le plus rare de tous ; cependant je crois pouvoir me porter garant de son existence, parce que j'en ai observé scrupuleusement toutes les phases. D'ailleurs ici, comme partout, les modifications individuelles sont si nombreuses, qu'on ne devra plus se contenter de dire à l'avenir, que telle ou telle glande se forme par évolvure de telle ou telle cavité ; il faudra encore indiquer en détail la manière dont cette évolvure s'opère.

CHAPITRE XIV.

APERÇU HISTORIQUE DE LA MARCHE DU DÉVELOPPEMENT.

Le mode de description que nous avons suivi en décrivant successivement les différens organes de l'embryon, n'est point de nature à donner une idée exacte de l'effet que produit l'ensemble du corps à chaque époque de la vie embryonaire, puisque les détails qui constituent l'ensemble, se trouvent dispersés dans des chapitres différens. C'est pour remédier à cet inconvénient que nous allons essayer de donner ici un court aperçu de l'état de l'embryon à toutes les époques de sa vie, en indiquant à quelle époque les organes commencent a se former et sous quelle forme ils apparaissent d'abord ; ce sera d'ailleurs un moyen de faciliter les voies a ceux qui voudront pousser plus loin ces recherches. Tres-souvent, les premiers rudimens des organes sont si délicats, qu'il faut connaître exactement l'endroit où ils apparaitront, pour les apercevoir. Quant a l'époque de leur apparition, nous l'indiquerons ci-dessous : cependant il ne faudra pas s'y tenir d'une maniere trop rigoureuse ; car je n'ai donné que la moyenne de mes observations, et l'on sait par l'étude d'autres animaux que, de même

que l'époque de l'éclosion dépend beaucoup de circonstances extérieures, le développement de certains systèmes peut aussi être tantôt arrêté, tantôt activé d'une manière ou d'une autre. La Palée ne saurait faire une exception à la règle ; aussi ai-je dit, en parlant de l'époque de l'éclosion, qu'elle oscille du soixantième au quatre-vingtième jour après la fécondation, pour des poissons fécondés à la même époque. C'est plutôt l'harmonie de l'ensemble que les jours et les heures qui doivent être considérés dans l'étude du développement d'un organe quelconque.

A l'époque de la ponte (fig. 78), l'œuf se compose du vitellus, des gouttelettes d'huile disséminées à la surface du vitellus et formant comme une sorte de disque, de la vésicule et des taches germinatives situées au milieu de ce disque, enfin des membranes vitellaires et coquillières qui entourent l'œuf, sans qu'il y ait entre elles un espace intermédiaire.

Quatre heures après la ponte (fig. 9 et 10), la membrane coquillière s'est détachée de la membrane vitellaire par suite de l'eau pénétrant par endosmose à travers les pores de la première; elle s'est renflée, et le vitellus nage librement dans sa cavité.

Douze heures après la ponte (fig. 11), le germe commence à s'élever du milieu du disque huileux sous la forme d'un petit renflement circulaire.

Seize heures après la ponte, le germe se voit sous la forme d'une vessie claire et transparente au dessus du disque huileux (fig. 12 et 99). Les cellules dont il se compose sont de petites vésicules délicates et transparentes sans aucune trace de noyau (fig. 100).

Vingt heures après la ponte, le germe occupe toute l'étendue du disque et le sillonnement commence. On aperçoit d'abord un large sillon peu profond qui s'étend dans une direction circulaire, mais n'affecte que le germe (fig. 5). Pendant les deuxième et troisième jours (fig. 102—109), les sillons se

développent. Il existe ordinairement déja au commencement du second jour deux sillons en croix. A la fin du second jour, la forme de mûre a atteint tout son développement. Au troisieme jour, elle s'efface insensiblement et le germe redevient lisse : mais il est maintenant opaque, a cause de cellules accumulées dans son intérieur.

Au quatrieme jour (fig. 109—115), le germe embryonique représente une hémisphere d'apparence grenue, mais lisse à l'extérieur, reposant sur le disque huileux. Toutes les cellules sont parfaitement développées et toutes ont des noyaux ; celles des couches extérieures sont même pourvues de nucléolules.

Du sixieme au neuvieme jour (fig. 116—123), la couche épidermoïdale se détache insensiblement des autres cellules embryonaires, envahit le vitellus, et l'embryon se sépare de plus en plus de la vessie vitellaire. Au commencement de cette époque, le germe représente une large masse enfoncée qui dépasse à peine le bord du disque huileux. A la fin, il n'y a plus qu'un petit espace du vitellus libre, le trou vitellaire ; tout le reste est envahi par la couche épidermoïdale. L'embryon est diamétralement opposé à la vessie vitellaire, et c'est dans le sens de sa longueur que les cellules sont le plus entassées, là où se forment les bandes primitives.

Au dixieme jour (fig. 20, 21, 22, 24), le sillon dorsal apparaît et prend la forme d'une large gouttiere assez profonde, mais indistinctement limitée en avant. L'extrémité céphalaire de l'embryon est large, carrée, tronquée. L'extrémité caudale se perd d'une maniere vague dans les carenes entourant le trou vitellaire, qui se rétrécit toujours davantage. La partie dorsale de l'embryon est plus rétrécie que ses deux extrémités. Celui-ci est d'ailleurs arqué d'une maniere uniforme autour du vitellus, et le sillon dorsal est largement ouvert. Le germe et la vessie vitellaire sont diamétralement opposés.

Au onzième et douzième jour (fig. 23—26, 120—126), le sillon dorsal se limite en avant et montre les premières traces des élargissemens qui correspondent aux trois divisions cérébrales. L'espace correspondant au mésencéphale est le plus grand, et, de profil, on le reconnait facilement à son renflement, qui commence près des sinus oculaires. Le sillon dorsal est fermé en tube sur le dos. Les divisions vertébrales commencent à se montrer, mais presque exclusivement sur la face tournée contre le vitellus. La partie encore ouverte du sillon dorsal s'est rétrécie. Les cellules de la couche épidermoïdale ont perdu leurs nucléolules et représentent un épithélium en pavé. On remarque dans le germe, à l'endroit où se montrera la corde dorsale, des cellules remplies d'une substance alimentaire opaque et grenue.

Du treizième au seizième jour (fig. 27—32, 127—132), les trois divisions cérébrales sont caractérisées de la manière la plus distincte. Les sinus oculaires du mésencéphale sont de plus en plus distincts et se ferment complètement du côté du mésencéphale en se voûtant. La corde dorsale apparait sous la forme d'un cordon simple, solide et transparent, au milieu de l'embryon. Les divisions vertébrales sont parfaitement distinctes. L'extrémité caudale de l'embryon est circonscrite du côté du vitellus. Le vitellus est entouré de toutes parts par la couche épidermoïdale. Le trou vitellaire a disparu. Vers la fin du seizième jour, on remarque dans l'œil le commencement de l'involvure du cristallin. Le rudiment de l'oreille apparait en même temps sous la forme d'une vésicule elliptique avec un espace plus clair au milieu ; elle est située un peu en avant de la courbure nuchale. Celle-ci, ainsi que la courbure céphalaire et la courbure du tronc, sont bien accusées. La vessie vitellaire au contraire est très-réduite. L'épencéphale

montre quelques renflemens analogues aux ganglions persistans des Trigles.

Du dix-septième au vingtième jour (fig. 33, 34, 35, 133—136), la queue commence à se montrer et l'embryon s'en sert pour donner de fortes secousses en la reportant latéralement. La courbe céphalaire s'égalise. L'involvure du cristallin se développe et se ferme. La fente choroïdale vient de se former. On distingue fort bien le prosencéphale avec son prolongement vers l'extrémité du museau, le mésencéphale, qui se voûte complètement et forme une cavité, et l'épencéphale avec le cervelet qui commence à se former. En avant de l'extrémité de la corde, qui est encore homogène, s'accumule, à la base du cerveau, le blastème épaissi de la base du crâne. Sous la corde dorsale enfin, entre celle-ci et le vitellus, se forme une couche épaisse de cellules plus grandes que les cellules embryonaires proprement dites et pourvues de noyaux opaques, la couche des cellules intestinales représentant le feuillet muqueux. Cette couche se divise en deux étages, l'un inférieur, destiné à former l'intestin, et un supérieur, destiné aux corps de Wolff. L'intestin commence à se transformer en tube, d'arrière en avant, à mesure que l'embryon se dégage de plus en plus du vitellus. Un élargissement (une allantoïde postérieure) se montre à l'extrémité du canal sécréteur des corps de Wolff. Le cœur se forme dans un renflement de la masse embryonaire du côté du vitellus, au milieu de l'espace entre l'oreille et l'œil. D'abord solide et composé de cellules embryonaires simples, il se transforme bientôt en une cavité, dans laquelle on voit des globules de sang monter et descendre en cadence, conformément aux contractions réitérées de cet organe. Le cœur est à angle droit avec l'axe du corps, et repose verticalement sur le vitellus, dont il occupe le milieu. Derrière le cœur, on remarque une petite saillie anguleuse,

premier vestige de la nageoire pectorale. On voit apparaître sur le vitellus, dans le voisinage du cœur, la couche hématogène qui donne au vitellus une apparence tachetée. Les premières traces de piment noir se montrent dans la choroïde ; les cellules de piment brun naissent en même temps dans le voisinage de l'œil. Les divisions vertébrales sont très-distinctes. La queue grandit. Les premières traces de la nageoire impaire sont formées par la couche épidermoïdale sur le pourtour de l'embryon. La vessie vitellaire disparaît.

Du vingt-troisième au vingt-septième jour (fig. 137—139), on voit apparaître les premiers rudimens des cavités nasales à la face inférieure de la tête. Le prolongement du prosencéphale, formant le nerf olfactif, tend à atteindre les cavités nasales. La tête s'élève, se dégage du vitellus par l'effet de l'allongement de la courbure nuchale. Le vitellus commence à se dégager de la tête, et le dégagement du ventre se poursuit, en même temps qu'une nageoire ventrale impaire apparaît, formée de la couche épidermoïdale. La choroïde entoure presque tout le bulbe de l'œil ; le colobome de l'iris apparaît sous la forme d'une fente légère. Le blastème épaissi de la base du crâne est très-distinct. Dans la corde dorsale, les cellules se développent sous la forme de petites vésicules isolées, qui grandissent et occupent toute la corde d'avant en arrière. La couche hématogène s'étend sur le vitellus. La choroïde se reconnaît à l'œil nu, par suite de l'accumulation du piment, et l'on distingue les yeux sous la forme de deux points noirs à travers la membrane coquillière. L'intestin et l'urètre sont transformés en tubes complets, ne montrant plus aucune trace de structure celluleuse. L'anus est encore fermé.

Du vingt-septième au trentième jour (fig. 41—50, 140, 141, 143, 144), la glande pinéale apparaît sous la forme d'une petite accumulation globuleuse de cellules dans l'échancrure

située derrière le prosencéphale. Les formations intérieures du mésencéphale commencent à se montrer. Le blastème épaissi de la base du crâne se circonscrit d'une manière distincte dans le voisinage de l'hypophyse. L'oreille est beaucoup plus rapprochée de l'œil qu'auparavant. Les premières traces de la circulation apparaissent, d'abord sous la forme de deux courans semblables, dont l'un destiné à la tête et l'autre au tronc. Ces courans sortent du cœur par l'aorte et les carotides, et retournent au cœur par les veines vitellaires antérieures et postérieures. Les deux veines vitellaires antérieures s'oblitèrent les premières, et après elles la veine vitellaire postérieure gauche. La couche hématogène a complètement envahi le vitellus, et il n'existe des ramifications capillaires que sur ce dernier. La nageoire pectorale, qui d'abord était pendante, se relève et se maintient dans un mouvement continuel. La formation des cellules est complète dans la corde dorsale, et la substance intercellulaire a presque entièrement disparu dans cette dernière. Le foie commence à se former; sa communication avec l'intestin est très-distincte, et des réseaux capillaires se forment dans son intérieur, vers la fin de cette période. La veine vitellaire postérieure longe la face inférieure de l'intestin et se recourbe dans le voisinage du foie. La nageoire impaire qui entoure le corps s'accroît. L'on remarque dans les oreilles les premières traces des otolites. Les différentes divisions du cœur se trahissent à l'extérieur, et le rudiment de l'opercule devient de plus en plus distinct.

Du trente et unième au quarantième jour (fig. 50—68, 142, 145, 146, 147), le nez commence à se dessiner d'une manière distincte. La cavité buccale se forme, et l'on voit des deux côtés les premiers rudimens des mâchoires supérieures, sous la forme de deux prolongemens. La fente choroïdale se ferme, et le développement du piment noir dans les yeux em-

pêche d'en poursuivre l'étude. Les fentes branchiales apparaissent les unes après les autres, et chacun des arcs branchiaux reçoit un arc vasculaire. A la fin de cette période, il y a cinq arcs, dont le premier est l'arc hyoïde. Les canaux semi-circulaires commencent à se former dans l'oreille. Les cellules des muscles se rangent en filets. On voit apparaître les cellules de piment noir dans la couche épidermoïdale du dos. La circulation entière subit des modifications importantes en pénétrant aussi dans la queue, où elle donne naissance à une veine cardinale. La circulation de la tête devient asymétrique; la carotide droite l'emportant sur celle de gauche et la jugulaire gauche sur la droite. L'arc aortique de droite est aussi plus puissant. Il se forme des artères intestinales. Le foie se développe de plus en plus au détriment de la circulation vitellaire. Les gouttelettes d'huile se réunissent en une seule grande goutte. L'intestin buccal entre en communication avec la cavité branchiale.

Du quarante et unième au soixantième jour (fig. 71—86, 148—150), l'embryon est près d'éclore. Le nez se rapproche insensiblement de l'extrémité de la tête. Les bases cartilagineuses de la tête se forment du blastème épaissi de la base du crâne. Dans l'œil, la cornée et la sclérotique se séparent des tissus de la choroïde. L'oreille se rapproche de l'œil. Les parties intérieures de l'œil se développent complètement. Le cœur prend une position horizontale, par suite du rapprochement du vitellus et du corps, rapprochement qui dépend lui-même de la disparition du sac péricardial et du sac abdominal de la membrane épidermoïdale. Le vitellus disparaît à vue d'œil. On aperçoit des mouvemens péristaltiques dans l'intestin et des mouvemens de mastication très-prononcés. La bouche, située entre les yeux, est transversale. La nageoire embryonaire impaire montre des échancrures dans les endroits où elle est des-

tinée à être résorbée. La circulation vitellaire disparaît, celle du foie ou la circulation de la veine porte s'établit en entier. Le sixième arc branchial, ou l'arc pharyngien, reçoit un arc vasculaire. L'arc hyoïdien a disparu. La tête se resserre à mesure que la chondrification fait des progrès. Les vertèbres deviennent cartilagineuses. Les fibres musculaires prennent des stries transversales.

Immédiatement après l'éclosion (fig. 87—98, 153—157), les modifications essentielles sont les suivantes : le vitellus est peu à peu complètement résorbé. La goutte d'huile persiste le plus longtemps, mais elle finit aussi par disparaître. La circulation vitellaire passe entièrement au foie et y complète la circulation de la veine porte. Les pièces operculaires se développent en arrière, et la mâchoire inférieure en avant, sans cependant atteindre l'extrémité du museau. L'extrémité postérieure de la corde dorsale se relève. Les nageoires impaires prennent leur contour définitif et reçoivent leurs rayons. Les nageoires pectorales sont très-grandes en proportion. Les franges des vaisseaux capillaires commencent à se développer sur les arcs branchiaux. Le piment métallique de la choroïde apparaît. La vessie natatoire s'évolve. Le squelette cartilagineux commence à s'ossifier, et les rudimens des dents apparaissent dans la bouche.

—

TABLE

DES MATIÈRES.

ERRATA.

Page IV, l. 3 d'en haut, dernières, *lisez :* derniers.
» 5, l. 3 d'en bas, der Wachsthum, *lisez :* dem Wachsthum.
» 7, l. 2 » », feuilles, *lisez :* feuillets.
» 25, l. 4 d'en haut, embryonales, *lisez :* embryonaires.
» 28, l. 10 d'en bas, vu, *lisez :* vue.
» 35, l. 11 d'en haut, parois, *lisez :* paroi.
» 40, l. 4 d'en bas, ellesnseules, *lisez :* elles seules.
» 41, l. 1 d'en haut, épithéliale, *lisez :* épithélienne.
» 43, l. 3 » » faire supposer, *lisez :* induire en erreur et faire supposer.
» 63, l. 11 » » La cavité, *lisez :* Cette cavité.
» 63, l. 2 d'en bas, cette dernière, *lisez :* ce dernier.
» 77, l. 5 d'en haut, composé, *lisez :* entouré.
» 77, l. 6 d'en bas, involution, *lisez :* involvure.
» 132, l. 12 d'en haut, relevé, *lisez :* relevée.
» 136, l. 17 » » la grande solidité, *lisez :* de la grande solidité.
» 152, l. 20 » » dermoïdale, *lisez :* épithélienne.
» 163, l. 6 » » confonde, *lisez :* confond.
» 195, l. 6 » » et disparait, *lisez :* et il disparait.
» 246, l. 5 » » cérébrales, *lisez :* cérébraux.
» 272, l. 10 » » avais-je, *lisez :* j'avais.
» 274, l. 9 » » ombragées, *lisez :* ombrées.
» 319, l. 10 » » fig. 78, *lisez :* fig. 7 et 8.
» 319, l. 2 d'en bas, fig. 5, *lisez :* fig. 101.





